VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ

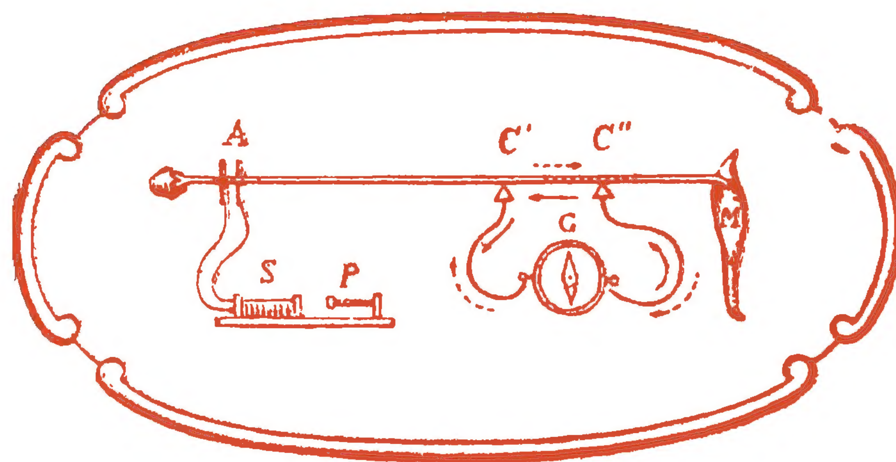


Н. Е. ВВЕДЕНСКИЙ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ



ЧАСТЬ ПЕРВАЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1950

Под общей редакцией Комиссии Академии Наук СССР
по изданию научно-популярной литературы
и серии «Итоги и проблемы современной науки»

Председатель комиссии президент Академии Наук СССР
академик *С. И. ВАВИЛОВ*

Зам. председателя член-корреспондент Академии Наук СССР
П. Ф. ЮДИН


ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ * Н.Е. ВВЕДЕНСКИЙ *

ТЕЛЕФОНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД ЭЛЕКТРИЧЕСКИМИ ЯВЛЕНИЯМИ В МЫШЦАХ И НЕРВАХ [1]





Телефон, как известно, представляет электромагнитный аппарат, изобретенный Беллем для электрической передачи слова на большие расстояния. Но он оказался вместе с тем аппаратом, пригодным и весьма желательным для множества других приложений и житейских и научных, иногда стоящих очень далеко от его первоначального назначения. Так, например, с научными целями он применялся к исследованию разряда батарей высокого напряжения, к измерению сопротивлений,[1] скручивания машинного вала, для определения затрачиваемой и полезной работы,[2] на нем основаны «авдиометр» и «индукционные весы» Юза, новый способ к зондированию ран [3] и пр.

Два свойства телефона делают его особенно ценным приобретением для научных целей. Первое — его необыкновенная чувствительность к колебаниям электрического тока, которые он и передает нашему уху в виде соответственных звуков. Если ток постоянный, то его можно заставить действовать на телефон, включив в круг его искусственный прерыватель. Таким образом можно открыть самые слабые токи.[4] Понятие о чувствительности телефона дается всего проще сравнением его с «физиологическим реоскопом». Последний считался до сих пор самым чувствительным из всех гальваноскопов, и между

---

[1] Du Moncel. Le Téléphone. 4-me éd., 1882, p. 382.

[2] La Lumière électrique. 1880, p. 106.

[3] Gordon. Traité expérimental d'électricité et de magnétisme. 1881, I. 606—613

[4] D'Arsonval, Comptes rendus, 1878, 1 avril.

тем оказалось, что телефон в отношении чувствительности оставляет его далеко за собой. В примечании приводятся более определенные и подробные данные по этому пункту.[1]

[1] Д'Арсонваль первый пробовал сравнить чувствительность нерва с телефоном. Для этого он в круг вторичной спирали индукционного аппарата Сименса (appareil à chariot) ставил один раз нерв, а другой раз телефон Белля и определял то дальнейшее отстояние индукционной катушки от индуцирующей, с которого можно еще в первом случае вызвать тетанус в мышце, связанной с нервом, а во втором случае слышать самые слабейшие звуки от индукционных токов, действующих во вторичной спирали. Оказалось, что удаление последней на расстояние в 15 раз более того, какое необходимо для действия на нерв, еще вызывает в телефоне слышимые звуки. Отсюда он пришел к заключению, что телефон в 200 раз чувствительнее нерва. Этот вывод сделан был им при допущении для действий электричества индукцией закона изменения силы обратно пропорционально квадратам расстояний. Опытная часть его определения грешила в том отношении, что, вводя в круг вторичной спирали один раз нерв, другой раз телефон, он вводил вместе с тем очень различные сопротивления и притом к невыгоде нерва. Германн (Pflüger's Archiv f. d. Physiologie, Bd. XVI, S. 505), вводя во вторичную цепь одновременно нерв на протяжении 1 см и беллевский телефон, получал тетанус при 450 мм, а слабейшие звуки слышал в телефоне при 500 мм. Как видно, разница получилась не такая большая. Тарханов (St.-Petersburger medicinische Wochenschrift, 1879, № 11) делал опыты с более чувствительным (теперь обыкновенным) сименсовским телефоном, слушал одновременно через два телефона и снабжал их ради удобства слушания особыми конусовидными трубками из твердого каучука. Чрез это чувствительность наблюдения была значительно усилена. То телефонное расположение, которое служило мне в позднейших опытах и о котором будет говориться подробно в дальнейшем изложении, определяется со стороны чувствительности следующими цифрами: при действии в качестве прерывателя первичной цепи камертона в 250 колебаний и при одновременном введении во вторичную цепь части нерва в 1 см и двух наших телефонов, сокращение в лягушечьей лапке с нерва прекращается за 270 мм; звуки же, самые слабые, слышны через два телефона вместе еще на расстоянии вторичной катушки в 550 мм. Конечно, при таких определениях телефоны должны быть удалены не только от соседства с первичной, но и со вторичной спиралью.

Затем существуют определения чувствительности телефона к токам более прямые, произведенные по физическим методам. Босша (Archives

Второе свойство — изумительная подвижность этого электромагнитного аппарата, позволяющая ему воспроизводить в виде соответственного звука неограниченное по числу и сложности количество колебаний тока. Лучшим примером этого служит воспроизведение получающим телефоном речи посредством индукционных токов, вызванных словами, сказанными в отправляющий телефон.[1] Это второе свойство делает телефон

---

niderlandes, t. XIII, p. 247) брал гальванические токи известной силы, посылал их в телефон Белля и находил, что наименьшее напряжение тока для произведения звука в телефоне может быть ниже 0.0001 Даниеля. Это при простом, не периодическом колебании тока. При периодических перерывах ток силы 0.0000087 Даниеля производил уже чувствительные звуки. По измерениям Уоррен де ля Бю токи, развиваемые обыкновенным телефоном Белля, когда в него говорят, близки по силе к току Даниеля с сопротивлением во внешней цепи в 100 мегомов, или в 10 000 000 км телеграфной проволоки (Du Moncel. Le Téléphone. 1882, p. 240). Другие исследователи дают то меньшие числа (Деможе), то большие несколько (Браф), что происходит от разных приемов и условий определения. Наконец, самые последние принадлежат Галилео Феррарис (по «Beibläther zu d. Annalen d. Physik und d. Chemie, 1879, Bd. III, S. 42) и получены им из ряда очень полных опытов. Средние числа его близко сходятся с числами Уоррен де ля Бю и Браф. Он нашел при этом, что сила тока, потребная для произведения звука в телефоне, быстро уменьшается с высотою тона. Так, по его измерениям, для произведения тона a_{III} = 1760 колебаний был бы достаточен ток 1 Даниеля, пробежавший по телеграфной проволоке 290 раз вокруг земного экватора. Такой слабый ток развил бы в вольтметре в 19 лет 1 к. см гремучего газа.

[1] Вскоре по изобретении телефона появились попытки дать его теорию, и из теоретических соображений возник тогда же вопрос о неизбежном искажении звука, вследствие изменения отношения фаз звуковых волн в получающем телефоне сравнительно с отправляющим (Дюбуа-Реймон, Вебер и пр.). Но этими теоретическими соображениями придавалось очень большое значение действиям телефонной пластинки в воспроизведении звука. Впоследствии опыты показали, что она не есть неизбежная часть телефона, что она сама совершает при звуках голоса крайне ничтожные колебания (в пределах одной световой волны, по опытам с ньютоновыми кольцами), что далее необходимо допустить участие молекулярных вибраций всех остальных частей телефона в образовании звука и что вообще уложить все действия телефона в одну простую формулу

незаменимым во всех случаях, когда нужно изучать быстрые и изменчивые по направлению колебания тока, к чему гальванометры при инертности их магнитной стрелки совершенно неспособны.

Понятно, что новый аппарат, обладающий такими замечательными свойствами, не мог не обратить на себя внимания и экспериментальной физиологии. Но первые приложения его в этой области были далеки от того, чтобы утилизировать те два свойства телефона, на которые только что было указано.

Прежде всего он употреблен для тетанизации лягушечьей лапки (Дюбуа-Реймон,[1] Гольц,[2] Германн[3]). При соединении нерва последней с приводами телефона звуки, произносимые или напеваемые в него, индуцируют в нем токи, уже достаточные для тетанизации лягушечьей лапки. При этом было замечено только одно новое обстоятельство, именно — что слова с более низкими обертонами действуют успешнее, чем с более высокими.

Затем при посредстве его производились в более интенсивной или более удобной форме наблюдения и исследования механических сотрясений и шумов, происходящих в живом организме, как, напр., биение артерий, сокращения мышц и пр. Для этих целей телефон снабжается микрофонным придатком, который приводится в прикосновение с артерией или мышцей и должен получать отсюда толчки к колебаниям введенного в микрофонный круг тока. Таким образом, построены были

пока невозможно (см.: Du Moncel. Le Téléphone. Глава «Théorie du téléphone Bell»). Если телефон воспроизводит крайне сложные и тонкие колебания звуков речи и мелодий, то в наших опытах, где приходится иметь дело с более простыми звуками, его показания можно считать совершенно свободными от всяких погрешностей.

[1] Versuche am Telephon. Verh. d. physiolog. Ges. zu Berlin, 1877, Sitzung von 30 Nov.

[2] Ein Vorlesungsversuch mittelst des Fernsprechers. Pflüger's Archiv, Bd. XVI, S. 189.

[3] Notiz über das Telephon. Pflüger's Archiv f. d. Physiologie, Bd. XVI, S. 264.

различные сфигмофоны, миофоны и пр.[1] Но на этом пути до сих пор не получено никаких особенно новых результатов, на широкое же практическое приложение в медицине эти приборы при их крайней чувствительности к посторонним шумам едва ли могут рассчитывать.

Между тем есть область явлений в физиологии, где представлялось бы и возможным и крайне желательным прямое приложение указанных замечательных свойств телефона, как необыкновенно чувствительного и подвижного гальваноскопа, это именно те слабые, но быстрые и периодические колебания в электрических свойствах деятельных животных тканей, которые происходят в последних при их естественном и искусственном возбуждении и издавна исследуются на гальванометре под суммарным явлением «отрицательного колебания» тока мышечного, нервного, желез. Для гальванометра периодика действующих здесь процессов останется навсегда недоступной [2]; между тем с этой периодикой связаны многие интересные и важные вопросы физиологии, и в этом деле телефон представляется способным сослужить серьезную службу физиологии.

Прежде всего могла возникнуть мысль о таком применении телефона к исследованию мышц, так как электрические изменения при их деятельности сравнительно очень интенсивны, а изучение периодики тетанического сокращения производилось и раньше другими средствами (вторичный тетанус, наблюдение мышечных тонов с стетоскопом, метода соколеблющихся пластинок). Вскоре по изобретении телефона эта мысль и возникла у нескольких исследователей (напр. Д'Арсонваль, Гольц) и в более определенной форме была высказана Германном.[2] Но

---

[1] Mast. Ueber Anwendung des Microphons zu chirurgisch-diagnostischen Zwecken. Berl. klin. Wochenschr., 1878, S. 533.— Stein. Sphygmophon, ibidem, S. 723. — Boudet de Paris. Les Applications du téléphone et du microphone en medicine et en physiologie. 1881. (По реферату в «La Lumière électrique», 1881).

[2] Ueber elektrophysiologische Verwendung des Telephons. Pflüger's Archiv Bd. XVI, S. 504.

ему не удалось наблюдать отрицательные колебания мышечного тока, несмотря на тщательные попытки в этом направлении. К таким же отрицательным результатам пришел и проф. Тарханов,[1] хотя он, как и Германн, слышал ясные звуки в телефоне при искусственных перерывах покоящегося мышечного тока и им произведены были некоторые детальные исследования при этих условиях (внемышечной периодики).[2]

В первый раз удалось применить телефон в желательном направлении Бернштейну и Шенлейну в их общей работе в 1881 г.[3] Они могли ясно наблюдать отрицательные колебания на мышцах кролика, получить же в удовлетворительной форме эти явления на лягушке им не удалось. Дальше будут подробно изложены их опыты.

Так как сообщение их было опубликовано только в протоколах местного германского ученого общества, то оно и оставалось сначала вообще малоизвестным. Между тем в начале 1882 г., не зная об этом сообщении, я имел случай сделать несколько опытов с телефоном, в которых я, как и первые исследователи, натолкнулся на крайнюю чувствительность телефона к униполярным действиям тока, но в то же время мог заметить факты, которые по внимательном обсуждении указывали на возможность успешного приложения телефона к явлениям мышечного сокращения. Детально заняться этими опытами я нашел время и новый повод летом того же года, работая

---

[1] Das Telephon im Gebiete der thierischen Elektricität. St.-Petersb. medic. Wochenschr., 1878, № 43; 1879, № 11.

[2] В дополнениях к учебнику физиологии Фостера он так определяет применение телефона в этом виде для исследования: «Телефон представляет весьма чувствительный аппарат для фонометрического измерения животных токов и дающий возможность (благодаря методу компенсаций) определять как силу, так и направление их. В тех случаях, в которых задаются целью непрерывно проследить какое-нибудь электродвигательное явление с момента его возникновения и до последних следов его исчезновения, телефон представляет незаменимый аппарат» (I, стр. 132).

[3] Telephonische Wahrnehmung der Schwankungen des Muskelstromes bei der Contraction. Sitzungsber. d Naturf. Ges. zu Halle, 1881, Mai.

в Берлинском физиологическом институте над мышечными тонами со стетоскопом. Своими опытами я окончательно убедился в способности телефона к обнаружению деятельных токов в мышце. Когда затем по вышедшему «Jahresbericht», издаваемому Вирховым, мне стали известны результаты Бернштейна и Шенлейна, я тем не менее опытов с телефоном не прекратил, так как, с одной стороны, постановка дела у меня представляла некоторые методические преимущества, а с другой стороны, этими опытами были затронуты новые вопросы.

По возвращении осенью в Петербург были предприняты мною новые опыты с телефоном над мышцами. Все эти опыты составляют здесь предмет изложения первой главы. Только те из них, которые касаются сердца как мышечного органа и вызываемых в нем действием блуждающего нерва явлений, не вошли сюда, ввиду их обособленного интереса и неполной законченности.

Опытами над мышцами были между тем затронуты некоторые вопросы, которые делали весьма желательным подобное же приложение телефона к исследованиям над нервами. Вопрос о применении его в этом направлении до сих пор и не поднимался в физиологической литературе, тогда как именно здесь представляется особенно интересным его применение, и это потому, что для исследования периодики деятельных процессов в этих животных аппаратах не существует в настоящее время никаких, даже и тех ограниченных средств, которые имеются для мышц, и таким образом эта область остается пока экспериментально не затронутой и недоступной. Отсутствие попыток у других исследователей к такому приложению телефона объясняется отчасти тем, что неудачи или трудности на мышцах представляли невероятным успех здесь, а отчасти отсутствием особых стимулов к тому, так как со времени исследований Гельмгольца в 1864 г. господствует всеобщее убеждение, что периодика мышцы есть истинное выражение и периодики действующих на нее нервных факторов. Такое убеждение было поколеблено во мне предыдущими опытами. Действительно,

когда оказалось возможным искомое приложение телефона (глава вторая в изложении), то первые же опыты искусственного раздражения нерва представили случаи резкого несовпадения периодических процессов в нервах и мышцах: в то время когда нерв охвачен периодическим движением одного рода, сокращающаяся под его действием мышца представляет совсем другой период вибраций.

Ввиду таких фактов становилась предметом особенного интереса задача о приложении телефона к исследованию электрических процессов в самих нервных центрах, так как все современное учение о периодике, лежащей в основе нормальной центральной иннервации, зиждется всецело на показаниях мышцы, свидетеля отдаленного и, как оказалось, очень своеобразного Задача эта мне представлялась осуществимой ввиду того, что электрические действия центральной нервной системы в последние два года благодаря опытам проф. И. М. Сеченова сделались предметом гальванометрического исследования,[1] и так как я имел возможность быть очевидцем таких опытов, то задача первого приложения для меня являлась уже под готовыми формами. Опыты подтвердили (глава третья), что действительно телефон приложим и в этой новой области, но показания его пока не настолько выразительны, чтобы сразу стать предметом детальных изысканий. Предстоит еще много сделать и для усиления его чувствительности и для применения к нему рассматриваемых явлений в более интенсивных обнаружениях. Сделанные уже первые шаги обещают успех и плодотворные результаты в дальнейшем.

Как видно, настоящим исследованиям представлялись прежде всего методические задачи о приложимости телефона к обнаружению деятельных токов тех или других животных

---

[1] Setschenow. Galvanische Erscheinungen an der cerebrospinalen Axe des Frosches. Pflüger's Archiv, Bd. XXV, S. 22. — Setschenow. Galvanische Erscheinungen an dem verlängerten Marke des Frosches. Pflüger's Archiv, Bd. XXVII, S. 524.

тканей. Но вместе с разрешением этих задач, по мере того как телефон оказывался способным к роли нового методического орудия в области животного электричества, на пути встречались новые факты и возникали все новые физиологические темы. Понятно, что разработать их все и вполне тотчас же не было возможности; поэтому одни из них пока оставлены совершенно в стороне, другие только затронуты и намечены здесь, а более детальную разработку оказалось возможным посвятить только некоторым и главным образом двум специальным пунктам: вопросу о периодике волевого мышечного сокращения и вопросу об утомляемости нерва. Эти два вопроса на основании телефонических опытов получают новую постановку и обещают совсем неожиданное разрешение. Мы далеки, конечно, от того, чтобы считать и эти две последние темы экспериментально исчерпанными, им только посвящено было более времени и в отношении их имеются более определенные данные; поэтому им отводится и более места в изложении.

С.-Петербург, июль 1883 г.



ГЛАВА ПЕРВАЯ

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД МЫШЦАМИ

Вообще признается, что отрицательное колебание мышечного тока во время тетанического сокращения есть явление прерывистого, колеблющегося характера. Но средства к исследованию его прерывистой натуры имеются до сих пор совершенно недостаточные, или, точнее говоря, прямое средство есть только одно — вторичный тетанус, и оно дает лишь возможность доказать валовой факт прерывистости, и больше ничего. Другие средства даются не прямым путем и допускают только посредственные заключения; к таким средствам принадлежат: наблюдение ухом непосредственно или через стетоскоп мышечного тона, метода соколеблющихся пластинок, по Гельмгольцу, деликатная регистрация мышечных сотрясений во время сплошного на глаз тетануса (Ранвье, Рише). В самое последнее время казалось, что капилляр-электрометр призван дополнить недостаточную подвижность гальванометра по отношению к быстрым и изменчивым (по направлению) колебаниям тока. Однако показания его даже при небольшой частоте колебаний могут внушить некоторые сомнения, на что будет указано впоследствии, когда речь пойдет о тех результатах, которые получены Ловеном[1] с капилляр-электрометром в отношении

---

[1] Lovén. Zur Frage der Natur des Strychnintetanus und der willkürlichen Muskelcontraction. Centralbl. für d. medic. Wissensch., 1881, № 7.

числа отдельных отрицательных колебаний, лежащих в основе естественного мышечного сокращения. Этот последний пункт, даже самый вопрос о существовании прерывистости и периодики в сокращающихся под волевым возбуждением мышцах, как это можно видеть по недавно вышедшей брошюре Крисса,[1] остаются до сих пор спорными и открытыми. То же самое имеет место относительно многих других явлений, касающихся детального анализа мышечного тетануса,— и все это находит достаточное объяснение в недостаточности средств физиологической методики.

Становится понятным, почему вскоре по изобретении телефона на него было обращено внимание физиологов. Столь подвижный и чувствительный к колебаниям тока аппарат в данном случае мог выполнить одновременно и с бо́льшим совершенством то, что прежде достигалось порознь применением физиологического реоскопа и стетоскопического исследования, именно: он имел шансы выражать быстрые и периодические колебания деятельных токов (Actionsströme, по Германну), развивающихся в мышце при ее сокращении, соответственными им тонами.

Мы видели уже, что попытки первых исследователей применить в этом направлении телефон остались безуспешными. В первый раз это сделано было с известным успехом Бернштейном и Шенлейном. Главные данные их общего исследования заключаются в следующем.

Наблюдать явления на одной лягушечьей мышце им не удалось, как они полагают, потому главным образом, что мышца сама вводит в телефонный круг большое сопротивление. Чтобы уменьшить его, они отводили к телефону посредством неполяризующихся электродов 4—6 икроножных мышц лягушки в деятельном расположении и раздражали связанные с ними нервы посредством одних общих электродов. «Теперь мы слышали,—

[1] Kriess. Ueber die Erregung des motorischen Nerven durch Wechselströme. Berichte d. Naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. III, S. 2.

говорят они,— во время раздражения ясный шорох (Knattern) в телефоне, который при продолжительном раздражении ослабевал вместе с утомлением мышцы» (стр. 2). После перевязки нерва эти явления отсутствовали. Пассивные передвижения электродов и мышц от руки не давали звуков в телефоне.

Так как опыты на лягушке у них выходили только в такой трудной и невыгодной форме, то они далее производились только на кролике. Обнажался gastrocnemius; от него отведение совершалось посредством особых «седлообразных» неполяризующихся электродов, которые укреплялись на нем резиновыми лентами; раздражению подвергался n. ischiadicus. Раздражение производилось не только электрически, но еще и механически. Как при частых ударах (от руки) по нерву, так и при отдельных, они слышали в телефоне соответственные звуки. При взрыве судорог под действием стрихнинного отравления они наблюдали «с убедительной ясностью низкий музыкальный тон».

Ближайшая задача, которую они ставили телефоническому исследованию, заключалась в том, чтобы определить, до какой границы может быть доведена частота раздражений, пока мышца не утрачивает способности воспроизводить все сообщенное ей число импульсов; и затем: что наблюдается на мышце, когда эта граница перейдена?

Частоту раздражений они доводили до 700 колебаний тока в 1 сек. Однако граница эта не была ими достигнута, и, как они полагают, она была еще не близко.

В заключение они производили раздражение мышцы с нерва через другой телефон. В последний пелись ноты, произносились буквы (гласные), и оказывалось, что все это воспроизводилось мышцей в своем телефоне даже с характерным голосу тембром. По их опытам оказывалось, что мышца сама почти телефон, как такой вывод ни мало гармонировал с прежними взглядами самого Бернштейна на мышечные явления (как, напр., в вопросе об «Anfangszuckung»).

Таковы существенные результаты исследований Бернштейна и Шенлейна.

Ввиду их мне становится излишним входить в подробное изложение моих первых опытов, имевших место до знакомства с их статьей, и я могу перейти прямо к тому, в чем мои исследования над мышцами отличаются от их исследований и что вообще они представляют нового.

Прежде всего следует обратить внимание на тот факт, что исследование рассматриваемых явлений на мышцах лягушки вовсе не представляет тех трудностей (до полной почти невозможности), как это можно было бы заключить из опытов Бернштейна и Шенлейна. У нас все исследуемые в телефоне явления получаются на одном лягушечьем m. gastrocnemius. Это обстоятельство представляет для телефонической методики более важности, чем это могло бы казаться с первого взгляда Не говоря уже о том, что пока такие опыты могут делаться только на мышцах теплокровных животных, они не имеют той простоты и сподручности, которые доставляются возможностью экспериментировать на лягушке,— эта последняя возможность важна еще в следующем отношении. Как известно, опыты с растяжением (Anspannen) мышц делаются только на холоднокровных животных. Между тем постановка опытов на вытянутых мышцах представляется для контроля телефонических явлений еще более необходимой, чем это имеет место при гальванометрических исследованиях. В самом деле, пусть в наблюдаемые телефонические явления не замешаны ни петли, ни униполярные действия тока, но пока такие наблюдения делаются на мышце кролика, при условиях возможности передвижения на ней отводящих электродов, они все будут носить не вполне доказанный и двусмысленный характер. Это потому, что мышца, отведенная к телефону и сокращающаяся, должна быть рассматриваема прежде всего как микрофон в действии: в цепи, образуемой ею и телефоном, есть некоторый ток — мы-

шечный; есть проводники с значительным сопротивлением — сама мышца, сухожилие и отводящие электроды; есть условия для изменения в интимности контакта, а следовательно, и в сопротивлении всей цепи — деятельные передвижения сокращающейся мышцы на отводящих электродах.

С этой точки зрения опыт с отведением 4—6 лягушечьих gastrocnemii, да еще в деятельном расположении, должен представляться особенно возбуждающим возражения. Поэтому возможность наблюдать явления на одной лягушечьей мышце, и притом вытянутой, должна считаться не маловажным обстоятельством. Если явления получатся и при этих условиях, мы имеем право рассматривать их как отрицательные колебания мышечного тока и потом уже с известным доверием относиться к показаниям мышц, не вытянутых и не изолированных.

Такие опыты и были произведены мною на вытянутых мышцах лягушки, и с положительным результатом. Так как способ растяжения мышцы, отведение через неполяризующиеся электроды (или глиняные, непосредственно прикасающиеся к мышце и сухожилию, или нитяные, охватывающие кольцом с одной стороны мышцу, с другой — сухожилие) не представляют ничего нового против существующих приемов, то входить здесь в описание этого совершенно излишне. Характер наблюдаемых на вытянутых мышцах явлений существенно тот же, что и на невытянутых, только звуки являются несколько более слабыми в параллель тому, что известно и для гальванометрических опытов. Но качественная сторона звука, довольно глухого и своеобразного, что лучше всего замечается при небольшой частоте раздражения, остается та же самая.

Раз были проверены и рассмотрены явления на вытянутых мышцах и с неполяризующимися электродами, оба эти методические условия не представлялись далее необходимыми, и часто последующие опыты производились через отведение к телефону посредством двух простых булавок, из которых одна втыкалась в мышцу, а другая в сухожилие. Такое упрощение оправдывается сходством явлений в этом случае с теми, кото-

рые наблюдались в контрольных опытах; с теоретической же стороны оно не возбуждает серьезных возражений, потому что, как справедливо замечает Герман, «поляризация и неоднородность электродов не имеют особенного значения для быстрых и изменчивых токов».[1]

Однако, чтобы иметь больше уверенности в том, не вносит ли такой упрощенный способ чего-либо в те звуки, которые нас собственно интересуют, я производил еще контрольные опыты такого рода. Брались два gastrocnemii; один из них раздражался с нерва, другой же был подвязан к сухожилию первого и при этом изолирован от него толстым слоем резиновой пластинки. Две булавки втыкались в эту вторую, несокращающуюся мышцу, которая только механически должна была следить за активными движениями первой. В таких опытах вторая мышца не обнаруживала никаких явлений, которые давали бы повод думать о том, что наблюдаемые нами истинные отрицательные колебания мышечного тока осложнены посторонними для дела звуками.

Между тем допущенное упрощение в отведении представляет ту выгоду, что оно позволяет делать опыты на мышцах лягушки, не выделенных из круга кровообращения, и таким образом продолжать их дольше и повторять несколько раз. Вырезанная мышца сокращается энергически раза два-три и затем дает и миографические и телефонические явления в сравнительно слабой степени. Иметь же дело с свежими и энергично сокращающимися мышцами составляет для успеха наблюдения на лягушке важное обстоятельство — по крайней мере на первых порах.

Второе условие для получения явлений на лягушке в интенсивной форме заключается в том, чтобы употреблять раздражения небольшой частоты. Несоблюдение со стороны первых исследователей этих двух условий было достаточно для того,

---

[1] Hermann. Ueber elektrophysiologische Verwendung des Telephons Archiv f. d. ges. Physiologie, XVI, S. 507.

чтобы пропустить явления в более выразительной форме. Потом, при упражнении и знакомстве с ними, они замечаются, конечно, и в менее резких обнаружениях.

Опыты на теплокровных дали возможность сравнить телефонические мышечные тоны с тонами, наблюдаемыми от мышцы прямо ухом или через стетоскоп. Что касается характера тонов при сравниваемых двух способах наблюдения, то результаты оказываются существенно одни и те же; даже не удалось заметить между ними какой-либо определенной разницы. Остается только разница со стороны чувствительности того и другого способа наблюдения. В этом отношении на стороне телефонического наблюдения лежит громадное преимущество. Это лучше всего можно видеть из того, что мышечные тоны обыкновенным способом удавалось, как известно, наблюдать Гельмгольцу на мышцах лягушки только при особенных усилиях, между тем телефонически наблюдение производится на лягушке крайне легко и в очень тонких формах.

Я употреблял для своих опытов, как и два предыдущих исследователя, сименсовский телефон. Чаще наблюдение производилось через два телефона, которые вводились в круг мышцы последовательно друг за другом и служили для слушания через оба уха одновременно. В позднейших опытах я снабжал еще телефоны, по примеру проф. Тарханова, конусовидными роговыми трубочками, прилаженными к отверстию амбушуры телефона. Но эти конусы еще не прямо служили для вставления их в слуховой проход: на них надевались короткие резиновые трубки (около 10 см длины); в другой свободный конец резиновых трубок вставлялись стеклянные короткие (2—3 см длины) трубочки, суживающиеся конусовидно и по диаметру соответствующие отверстию слухового канала. Слушание с этими придатками облегчается чрезвычайно, так как ухо устраняется от непосредственного соприкосновения с телефоном, от происходящих при этом сотрясений, новых прилаживаний телефона, трения о волоса и пр. Телефоны теперь могут быть укреплены на особых подставках, и только стеклянные

наконечники покоятся неподвижно в том и другом ухе. Ради точности не мешает добавить, что во всех моих позднейших опытах один телефон был с 1715 оборотами катушки, 206 единиц сопротивления, другой с 1955 оборотами и в 206 единиц сопротивления.

Для раздражения индукционными токами служил обыкновенный санный индукториум. Когда дело шло о раздражении токами определенной и небольшой частоты, то его прерыватель (Вагнеровский молоточек) заменяли поперечно колеблющиеся стальные полосы определенного числа колебаний.[1] Для бóльшей частоты раздражений (100—300 колебаний) служили или Бернштейновский «Acustischer Stromunterbrecher» (в Берлине) или известные электромагнитные камертоны парижских механиков с платиновым контактом (в Петербурге). Для контроля правильности действий этих прерывателей тон, издаваемый ими, слушался через отдельный телефон, вводившийся на этот случай в круг вторичной индукционной спирали. Выравнивание индукционных токов замыкательных и размыкательных в силе производилось с этими прерывателями по способу Бернштейна. Наконец, для получения раздражений очень большой частоты я пользовался тон-индукториумом Кронекера, где, как известно, токи индуцируются продольными колебаниями магнитного стержня, и частота колебаний может достигать нескольких тысяч в секунду.

Как можно судить по вышесказанному, ближайшим животным для наших опытов должна была сделаться лягушка. Но когда были необходимы сравнительные опыты, то они производились и на теплокровных. В опытах с электрическим раздражением на целой лягушке электроды прикладывались к n. ischiadicus возможно высоко (в тазовой части); расстояние между ними обыкновенно было 1.5—2 мм. При этих условиях, если раздражаемое место нерва отделено от соседних тканей зна-

---

[1] K r o n e c k e r und S t i r l i n g. Genesis des Tetanus. Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1877, S. 1.

чительным участком нерва, петли тока обыкновенно не дают себя знать в телефоне. Отличить их от отрицательных колебаний можно потому, что как бы мы долго ни раздражали нерв, они продолжаются в телефоне все с прежнею силой, между тем как истинные мышечные тоны быстро ослабевают с утомлением мышцы.

Для предохранения препарата и телефона от униполярных действий индукционного тока производилось по принятому способу соединение ближайшего к мышце электрода с землею. Кроме того, каждый раз, когда брались более сильные раздражения, легко было размыканием вторичной цепи убедиться, начинают ли при данной силе тока слышаться в телефоне униполярные явления или нет. Если их нет, то тем более не должно быть при замкнутой цепи. Затем при некотором упражнении становится легко отличать такие, так сказать, физические тоны от физиологических по их совершенно особому тембру. Тембр звуков униполярного происхождения своеобразный, резкий, стрекочущий, что особенно ясно наблюдается при небольшой частоте раздражения. Впоследствии был применен мною, как это будет изложено в начале второй главы, еще другой способ для распознавания в телефоне униполярных действий тока. Всех этих средств совершенно достаточно, чтобы быть всегда в состоянии открыть и устранить возможный источник ошибок с этой стороны. При первых попытках применения телефона (Германн, Тарханов) пришлось прежде всего натолкнуться именно на крайнюю чувствительность телефона в этом направлении. Нам придется потом остановиться еще и на причинах этой его чувствительности (глава вторая).

Сила раздражения была варьируема во время опытов в очень широких пределах. Иногда она повышалась до такой степени, что получались униполярные сокращения и были наблюдаемы соответствующие им тоны. Хотя прямые униполярные действия давали себя знать раньше в телефоне, чем сокращениями мышцы, однако и при этих условиях *физиологиче-*

ские тоны были сильнее тех *физических* и могли быть отличаемы рядом по их совершенно различному тембру.[1]

Как можно было ожидать, сила отрицательных колебаний растет с усилением раздражения, однако только до известной границы. За этой границей тон как в отношении продолжительности его, так в отношении силы и чистоты заметно теряет.

Так как контрольные опыты показали, что передвижение и сотрясение электродов не вносят сами по себе никаких ясных и постоянных явлений, то для нас и в явлениях, наблюдаемых без растяжения мышц, то обстоятельство, что слышимые в телефоне звуки *развиваются, модифицируются и ослабляются параллельно с мышечным сокращением,* должно служить верным признаком подлинности этих явлений как истинных токов действия и ближайшим средством к распознанию их каждый раз, как предполагается вмешательство посторонних физических действий тока в наблюдаемые в телефоне звуки.

После этих общих замечаний относительно телефонических исследований над мышцами мы переходим к изложению некоторых частных вопросов, решаемых с помощью телефона.

---

[1] Я пробовал также тетанизировать мышцу с нерва униполярными раздражениями, устраняя в то же время действие последних на телефон. Для этого вблизи места приложения к нерву единственного раздражающего электрода от вторичной спирали прикладывалась к центральному участку нерва еще другая проволока, соединенная с землей (через газопровод). При этих условиях униполярные разряды известной силы, раздражая нерв, направляются в землю и не падают (чувствительно) в телефон, связанный с мышцей. Но если увеличить их силу еще больше, то за известными пределами предохранительное отведение центрального конца нерва к земле уже оказывалось недостаточным, и униполярные действия все-таки начинали давать себя знать в телефоне. Но пока до этого дело не доходило, я мог убедиться, что и при тетанизации нерва униполярными раздражениями характер отрицательных колебаний мышечного тока в телефоне остается тот же, что и при обыкновенных условиях электрического раздражения.

Самое первое, что обращает на себя внимание при опытах над мышцами, это *влияние различной частоты* раздражений на явления в телефоне.

Так, напр., прерыватель в 200 колебаний в 1 сек. дает на лягушке только очень короткий и быстро исчезающий тон в начале раздражения, при этом получается такое впечатление, как будто бы струна была натянута и тотчас оборвана. При повторении такого раздражения часто и этот отрывистый тон нельзя уже слышать, хотя мышца еще продолжает давать ясные сокращения. Напротив, если тетанизировать мышцу 20—50 колебаниями тока в 1 сек., то можно слышать соответствующий этому числу колебаний звук от мышцы сравнительно очень долгое время, он слабеет лишь с большой постепенностью и совершенно параллельно с ослаблением мышечного сокращения. Разницы для того и другого случая выходят очень резкие. Часто можно демонстрировать, как один и тот же мышечный препарат при действии первого прерывателя не дает тона, между тем как на раздражение вторым отвечает очень ясно. Мы увидим дальше, что при ближайшем и более тонком исследовании оказывается, что и в первом случае отсутствие соответствующего тона не означает еще нуль явлений в телефоне от сокращающейся мышцы. Телефонические явления принимают при этом лишь особый тип и менее интенсивный характер. Но для нас пока важно только отсутствие (или летучесть) ожидаемого мышечного тона.

Мускулы кролика и собаки не обнаруживают столь резко замечаемой разницы при действии двух прерывателей означенной частоты. Однако и здесь разница существует несомненно. Так, при раздражении 250 колебаниями в 1 сек. соответствующий раздражению тон продолжается на кролике около 6 сек., между тем как при 30 колебаниях звук наблюдается ясно по крайней мере в течение минуты, хотя мало-помалу он слабеет в силе.

Опыты на последних животных дали случай натолкнуться с телефоном на те явления, которые были найдены недавно

Ловеном[1] посредством обыкновенного стетоскопического наблюдения мышечных тонов. Именно, Ловен находил на кролике, что если частота раздражения довольно велика, то от сокращающейся мышцы слышится не тон прерывателя, а другой тон на октаву или даже две ниже. Он описывает такие случаи при числе колебаний от 330 и выше. В наших опытах можно было заметить то же самое и при меньшей частоте раздражения, так при 200—300 колебаниях в 1 сек. В других случаях можно было в начале тетануса слышать тон в унисон с индукториумом; но после некоторых неправильных шумов появлялся опять музыкальный тон, но на этот раз он был — нижняя октава. Наконец, встречались еще реже и такие случаи, когда два таких музыкальных тона можно было непродолжительное время слышать от мышцы одновременно, рядом друг с другом.

Точно так же подтверждается с телефоном и другое наблюдение Ловена: при некоторых больших силах раздражения тон, соответствующий раздражению (или стоящий в определенном отношении к нему), совсем не наблюдается; мышца кролика сокращается довольно энергично, но телефон, если дает что, то только более или менее неопределенные шумы. Стоило иногда усилить еще раздражение, и у нас, как у Ловена, появлялся опять музыкальный тон.

Из вышеизложенного очевидно, что помимо свежего или утомленного состояния мышцы, помимо того, какому роду животного она принадлежит, частота и сила раздражения оказывают очень сложное влияние на исследуемые в телефоне явления. Однако этим не устраняется возможность общего вопроса о том, существует ли граница для способности мышцы вибрировать изохронно на все количества сообщаемых ей в секунду импульсов, и если такая граница есть, то какие явления можно

---

[1] Lovén. Ueber den Muskelton bei elektrischer Reizung. Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1881, S. 363.

наблюдать на мышце за этой границей, когда частота импульсов становится, следовательно, выше такой ее способности?

Как известно, Кронекер и Штирлинг [1] получали тетанусы на мышце при громадной частоте в 22 000 колебаний в 1 сек. Это число трудно привести в соответствие с продолжительностью одного отрицательного колебания, которую Бернштейн для мышц лягушки определяет в 1/250 сек., а для мышц кролика в 1/400 сек. Между тем с этими числами необходимо считаться, если мы желаем привести в согласие электрические и механические действия мышцы.

Насколько мог быть прежде исследован вопрос со стетоскопом, Бернштейн [2] находил, что уже при C_{III} = 1056 колебаниям в 1 сек. мышечный тон становился неслышен, или же вместо него мышца издавала тон на квинту или октаву ниже.

В вышеупомянутой работе Ловен [3] говорит: «Никогда мне не удавалось слышать истинный мышечный тон при числе колебаний выше 880 в сек., соответственно a_{II}, да и при этом мышца издавала ясно тон a_{I}, следовательно, октавой ниже».

Наконец, в последних опытах Бернштейна и Шенлейна, как упомянуто выше, число колебаний доходило до 700 в 1 сек., тон прерывателя все воспроизводился мышцей в совершенстве, и не было никаких намеков на близость какой-либо границы.

Для получения раздражения очень большой частоты я пользовался тон-индукториумом Кронекера. С помощью его мне можно было, как самое малое число раздражений, брать 2500 колебаний в 1 сек. Мышца издает при этом ровный шум и никакого ясного музыкального тона рядом с ним. Больше опытов было произведено с магнитным стержнем в 5000 колебаний в 1 сек. Под действием его мышцы приходят в правильный и непрерывный тетанус, а в телефоне слышен всегда один и тот же *низкий* и *постоянный по общему характеру шум*.

---

[1] Genesis des Tetanus. Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1877.

[2] Bernstein. Ueber die Höhe des Muskeltones bei elekrischer und chemischer Reizung. Pflüger's Archiv, Bd. XI, S. 191.

[3] Ueber den Muskelton..., op. cit.

Те же опыты и с тем же результатом были повторены потом на кролике. Что это явление зависит от физиологического препарата, а не от телефона, доказывается это тем, что при соединении телефона со вторичной спиралью тон-индокториума тон последнего слышно в отдаленной комнате через телефон совершенно ясно.

Перейти от 2500 колебаний в 1 сек. последовательно к меньшей частоте я не мог, так что точная граница, от которой мускул теплокровных животных перестает на каждый раздражающий толчок отвечать отдельными отрицательными колебаниями, остается неопределенной. Она, вероятно, находится между 700 колебаниями, на которых остановились Бернштейн и Шенлейн, и 2500 колебаниями, ниже чего не мог спуститься я в своих опытах. Впрочем эту границу и нельзя провести резко, так как есть основание полагать, что она сильно колеблется вместе с свойствами мышц и с интенсивностью раздражения.

Для лягушки же эта граница оказалась лежащей гораздо ниже, и определить ее оказалось возможным уже теперь, при имевшихся в распоряжении средствах. Именно, более тщательные опыты с камертоном в 250 колебаний и при более выгодном телефоническом расположении показали, что действительно музыкальный тон от лягушечьей мышцы при этой частоте раздражения — явление мимолетное и редкое, наблюдаемое только в начале раздражения и на свежем препарате, как сказано выше; но то, что наблюдается при дальнейшем сокращении мышцы, не есть звуковой нуль, но крайне слабый шум: в этом случае, как и при частоте раздражения в несколько тысяч, шум некоторого определенного характера. Таким образом, этот шум, а не тот начальный летучий тон, и есть *явление, ординарное для лягушечьей мышцы уже при этой частоте раздражения независимо от силы последнего.* Только этот шум очень слабо слышен от лягушечьей икроножной мышцы, и его поэтому трудно заметить. Но если отводить к телефону мышцы

бедра, то при раздражении ischiadicus это явление замечается без труда.

Дальше, если обращать более внимания на тот начальный музыкальный тон, который слышен на свежем препарате, то он оказывается не тоном соответственного числа раздражений, а *как правило, на октаву более низким тоном.* По причине большой отрывистости этого тона крайне трудно уловить его высоту.

Таким образом, граница для вибраций лягушечьей мышцы намечается гораздо ниже. Но дальнейшими опытами сделан был еще крупный шаг в том же направлении. Именно, подобные же опыты с камертоном в 100 колебаний дали почти те же результаты: на раздражение этим прерывателем лягушечья мышца отвечает обыкновенно таким же шумом и только в начале опыта дает музыкальный тон, не столь отрывистый и стоящий чаще в соответствии с числом колебаний индукториума.

Последнее (т. е. число раздражений) может быть понижено и еще и с тем же качественным результатом. Если поставить вагнеровский молоток обыкновенного индукториума на наибольшее число колебаний, которое он может давать (60—70), то и тут оказывается, что соответственный раздражению звук слышится сравнительно не долго, а потом в продолжение того же раздражения или при повторении его место тона занимает все тот же известный шум.

Наконец, можно сказать вообще, что продолжительно и с уверенностью можно слышать от лягушечьей мышцы звук, стоящий в прямом соответствии к раздражающему тону, только при той частоте его, при которой деликатные миографические приемы открывают еще зубчатость на высоте кривой тетанического сокращения.

Теперь необходимо сделать два замечания, касающиеся данных явлений.

На лягушечьей мышце, как сказано, при сравнительно умеренной частоте раздражения наблюдается уже не музыкальный тон, а характерный шум. Из множества опытов раздражения

только в крайне редких случаях мне приходилось вместо последнего наблюдать менее сплошное и ровное звуковое явление — слабый *рокот* или шорох. Характеризовать точнее это явление по его сравнительной редкости и неинтенсивности я не в состоянии.

Второе замечание наше относится к тому обстоятельству, что предыдущим исследователям с телефоном, даже Бернштейну и Шенлейну, не удалось получить на лягушечьих мышцах удовлетворительных явлений с телефоном. Если предположить, что они для пробных опытов брали не очень малую частоту и, прежде чем слушать препарат, пробовали тетанизировать его, то им оставалось только наблюдать описанные выше тихие шумы, которые и привычному уху на лягушечьем gastrocnemius проследить трудно, и к какому типу сокращений быстро и неизбежно переходит препарат при этих условиях. При первых опытах не удавалось уловить эти шумы и мне, и тогда я объяснял это себе на основании кривых мышечного сокращения тем, что частое раздражение очень быстро утомляет мышцу, так что после начального энергичного сокращения, соответствующего короткому музыкальному тону в телефоне, она переходит к сокращениям, сравнительно более слабым, с отрицательными колебаниями, слишком слабыми для того, чтобы действовать на телефон. Но, как оказывается, это отрицательные колебания с новой периодикой, и при этом совершается переход к новому типу сокращений.

Как видно, о точной фиксированной границе для способности мышцы вибрировать изохронно с раздражающим электрическим источником не может быть и речи. Можно только говорить, что для данной мышцы, в данное время, при данной силе раздражения есть некоторая предельная частота раздражения; сообщается мышце число импульсов выше этой предельной частоты, она отвечает на раздражение некоторым очень правильным и ровным шумом. Так как этому шуму свойственна некоторая постоянная высота, о которой речь будет впоследствии, и так как он оказывается (за очень редким

исключением — рокот) по общему своему характеру существенно всегда один и тот же при очень разнообразной частоте импульсов и не стойт, видимо, ни в каком прямом отношении (интервала) к числу последних, то во избежание повторений и описаний мы будем в дальнейшем изложении называть его одним общим термином: *«тон-шум»*.

Но пока такая граница еще не достигнута, дают знать себя те замеченные Ловеном явления, когда мышца воспроизводит тон не в унисон с прерывателем, а ниже на октаву или даже на две. Как бы ни объяснять себе эти явления, надо признать все-таки, что в мышце происходит некоторое слитие импульсов. Это слитие выступает особенно резко при большой частоте раздражения и принимает некоторую постоянную и определенную форму тона-шума. Так, мы можем представлять себе явление, наблюдаемое на мышце выше известной границы,— всегда одинаковый и постоянный, низкий и правильный тон-шум.

Все вышесказанное дает ответ на вопрос, поставленный в физиологии уже много лет назад и главным образом Бернштейном, о том, есть ли граница для способности мышцы приходить в колебание одного числа с раздражающим электрическим источником. Как известно, Гельмгольц первый наблюдал явления искусственного мышечного тона. У него частота раздражения на человеке доходила до 240 колебаний, и от мышцы все слышались соответственные тоны. Он не поставил определенно вопроса о возможной границе и свои наблюдения формулировал в следующем виде: «Периодическое движение, которое сообщается нерву в виде электрических толчков, передается живым нервом с неизменным периодом мышце, а этой последней потом переводится в механическое сотрясение, в звуковые колебания».[1]

Бернштейн,[2] исходя из теоретических соображений о продолжительности одного отрицательного колебания, пришел к пред-

---

[1] Helmholtz, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1864, S. 766.

[2] Bernstein. Untersuchungen über den Erregungsvorgang. Heidelberg 1871, S. 123.

положению, что должна быть некоторая предельная частота, за которой мышца уже не в состоянии воспроизводить все число импульсов раздражающего источника. Как мы видели, он и со стетоскопом и потом с телефоном пытался решить вопрос, есть ли такая граница и что могло бы наблюдаться на мышце выше этой границы. Не решил он этого вопроса, очевидно, только потому, что у него не было возможности применить частоту раздражения выше 700, на кролике же для свежих и неутомленных мышц эта граница должна лежать выше этой частоты. Может быть, в иных случаях он переходил эту границу, но то, что наблюдается выше ее, представляется в такой нерезкой и неинтенсивной форме сравнительно с тем, что мы встречаем ниже этой границы, что легко могло быть пропущено без внимания как им, так потом и Ловеном. Теперь известные наблюдения последнего [1] представляют для нас, так сказать, промежуточные, *переходные формы между двумя экстремами по обе стороны границы,* и в свою очередь они сами получают в ряду мышечных явлений определенное место и, может быть, некоторое объяснение. Последнее совсем не пробовали делать ни Ловен, ни Бернштейн, который отчасти также наблюдал эти переходные формы мышечного тона. Пока правильность действий прерывателя нельзя было контролировать с помощью телефона в первичной или вторичной цепи, всегда оставалось сомнение, не лежит ли причина несовпадения раздражающего, с одной,— и мышечного тона, с другой стороны, в уклонении от нормы перерывов тока прерывателем,— поэтому необходимость объяснения не требовалась настоятельно.

Где лежит причина этих явлений, мы тоже разбирать этого вопроса по сути теперь не будем. Но после всех наблюдений несовпадения с раздражителем мышечного тона до тона-шума включительно, не колеблясь, можно приписать эти явления

[1] Lovén. Ueber den Muskelton..., op. cit.

своеобразности самого мышечного аппарата. Опыты показывают, что:

Во-первых, *способность мышцы приходить в периодические вибрации оказывается ограниченной, и, следовательно, известное положение Гельмгольца относительно изохронизма мышечных колебаний с раздражающими верно только в некоторых пределах, пока частота импульсов не перешла за некоторую границу;*

во-вторых, *мышечному аппарату необходимо приписать некоторые свои условия периодики.* Пока мышце сообщается небольшое число импульсов, она верно воспроизводит их период; но когда их число становится больше, она начинает *сливать их в периоды, более продолжительные, чем период самих импульсов.* Сначала слитие это выражается в сравнительно простых музыкальных интервалах; это *слитие импульсов достигает, повидимому, некоторой предельной и наиболее постоянной формы в тоне-шуме.*

Уже теперь, до прямых опытов над нервами, мы можем приписать эти условия периодики самой мышце, а не нерву, хотя тетанизация ее всегда производилась нами с последнего, и это ввиду того обстоятельства, что наши опыты указывают на связь этих неизохронных тонов с состояниями самой мышцы. Так, если в начале сокращения такого тона не было, ему предшествовал чистый соответственный прерывателю тон, то он появлялся затем, при дальнейшем ходе сокращения, при утомлении мышцы; а раз явление связано с утомлением, мы вправе приписать его именно мышце, а не нерву, потому что последний утомляется вообще медленнее, как это признано.

Итак, необходимо прежде всего принять явления несовпадений мышечного тона с раздражающим за явления собственно мышечные. Те случаи, где постоянство и правильность раздражающего тона проверены посредством контрольного телефона, не оставляют в этом никакого сомнения. Затем вопрос, на каких свойствах мышцы покоится эта способность к перекомбинированию раздражения,— вопрос этот мы откладываем

к концу настоящей главы, а теперь переходим к изложению других наблюдений, близко касающихся того же предмета.

Химическое раздражение в своих интенсивных формах дает в телефоне явление, совершенно сходное с тем, что мы наблюдали при действии электрического раздражения очень высокой частоты.

Опыты с химическим раздражением были произведены преимущественно на лягушке. Для раздражения служили поваренная соль или глицерин; раздражение производилось с нерва.

Для усиления получающегося сокращения иногда прилагалась еще поляризация постоянным током в нисходящем направлении. Пропускание тока в восходящем направлении служило от времени до времени для предохранения мышцы от слабых и недружных сокращений, которые еще обыкновенно неспособны вызвать звук в телефоне и, однако, действуют на мышцу истощающим образом. Явления в телефоне оставались одни и те же по характеру, призывалась ли на помощь поляризация нерва или нет, только в первом случае звук выигрывал в силе. В телефоне слышится тон-шум; только изредка можно наблюдать отдельные более сильные толчки, которые можно привести в связь с наблюдаемыми на мышце отдельными сильными вздрагиваниями. Эти данные химического раздражения совпадают с тем, что несколько лет тому назад наблюдал Бернштейн со стетоскопом.[1] Он тогда же заметил, что акустические явления при химическом раздражении мышцы весьма сходны с теми, которые наблюдаются при ее естественном сокращении. Наши телефонические наблюдения вполне подтверждают это замечание.

При механическом раздражении мышцы тетаномотором Гейденгайна от мышцы редко и только на короткое время удается слышать тон в соответствии с тетаномотором. То, что

---

[1] Bernstein. Ueber die Höhe des Muskeltones bei elektrischer und chemischer Reizung. Pflüger's Archiv, Bd. XI, S. 191.

обыкновенно наблюдается в этих случаях,— это более или менее неправильные и беспорядочные шумы. Однако последние по временам летучим образом представляют тот правильный и ровный характер, который имеет тон-шум.

Один из самых интересных вопросов, представляющихся телефоническому исследованию мышц, заключается, конечно, в следующем: что дает в телефоне естественное нормальное сокращение мышцы? Этот вопрос между прочим был один из тех, которые побуждали особенно Германна к попытке применить телефон к исследованию мышечных электрических явлений. Он говорит в своей статье,[1] что он прилагал много усилий, чтобы услышать в телефоне звуки при естественном сокращении на живом человеке. Опыты производились им ночью при совершенной тишине, после 2—3 часов сна, когда он предполагал найти ухо, как и глаз после отдыха, более восприимчивым к слабым раздражениям. Но все его попытки остались безуспешными. Употреблявшийся им беллевский телефон был слишком слаб для этой задачи.

В самом деле, в настоящее время вопрос о волевом сокращении не представляется далеко столь решенным, как это казалось после первых исследований Гельмгольца.[2] Когда позднее Гельмгольц сам нашел, что тон, слышимый от мышцы при волевом сокращении, совпадает с резонанс-тоном нашего уха, и когда затем попытки многих исследователей получить от сокращающейся естественным образом мышцы вторичный тетанус оказались безуспешными, то возникло сомнение как относительно числа колебаний, лежащего в основе естественного сокращения, так и относительно прерывистой натуры такого сокращения (Вундт, Мора Туссэн, в самое последнее время

---

[1] Hermann. Ueber elektrophysiologische Verwendung des Telephons. Pflüger's Archiv, Bd. XVI, S. 511.

[2] Helmholtz. Versuche über das Muskelgeräusch. Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1864, S. 766.

Крис). Недавно удалось, наконец, Ловену получить вторичный тетанус при естественном сокращении на лягушках и жабах и даже регистрировать его.[1] Кроме того, этот исследователь с помощью очень чувствительного капилляр-электрометра наблюдал правильные ритмические колебания во время рефлекторного и стрихнинного сокращений. На том и другом пути он нашел только 8—9 колебаний в 1 сек.,— число импульсов, очевидно, недостаточное для произведения сплошного тетанического сокращения. Это несоответствие автор полагает возможным объяснить тем, что нормальный физиологический импульс отличается от наших искусственных более медленным течением.

Оставляя в стороне вопрос о том, насколько вторичный тетанус верно воспроизводит отрицательные колебания первичного, мы приведем из его статьи только следующее место, относящееся к опытам с капилляр-электрометром: «По приблизительной оценке число колебаний на высоте стрихнинного судорожного припадка было определено в 8 в 1 сек. Около этого наблюдалось число колебаний при волевом сокращении и на жабах; при этом можно было ясно видеть, что *частота стояла в прямом отношении к энергии сокращений,* так что она вместе с последней возрастала и падала». Следовательно, 8 колебаний представляли уже maximum. Каким же малым числом импульсов должно было определяться слабое тетаническое раздражение?

В телефоне явления естественного сокращения мне удалось наблюдать в первый раз на лягушке, при отведении к телефону от m. triceps femoris посредством двух булавочных электродов. При каждом энергическом волевом или рефлекторном сокращении слышался в телефоне определенный шум. То же самое явление, но в более интенсивной и продолжительной форме, можно было наблюдать при разрушении иглою спинного мозга.

---

[1] Lovén. Zur Frage der Natur des Strychnintetanus und der willkürlichen Muskelcontraction. Centralbl. für d. medic. Wissensch., 1881, № 7.

Затем я делал опыты на себе самом (введение через кожу двух булавок в m. biceps brachii), а также на собаках, кроликах и голубях. В отдельных случаях животные были подвергнуты действию стрихнина. Произведены были на них также опыты с электрическим раздражением продолговатого или спинного мозга по отделении их от головного. Во всех этих случаях в телефоне наблюдался тихий и очень низкий тон или, точнее, шум, так как музыкальный характер звука был выражен сравнительно очень слабо. Впечатление от него можно ближе всего сравнить с тем, которое производит на нас водопад вдали. Разные лица описывают это впечатление не вполне одинаково. Во всяком случае старое сравнение Волластона для звука от естественно сокращающейся мышцы с шумом кареты, едущей в отдалении по каменной мостовой, представляется не вполне идущим к телефоническому явлению.

Все случаи наблюдения естественного тона на животных не дают возможности прислушиваться к нему в достаточной степени и составить о нем законченное представление. Здесь всегда он представляет явление более или менее скоропроходящее и капризное; оно часто наступает, когда менее всего приготовлен его наблюдать; исчезает в то время, когда является желание внимательнее в него вслушаться. Опыты над человеком в той форме, как они выше практиковались (вкалывание двух булавок в мышцу через кожу), ставят и исследуемого и исследователя в неприятное положение. К счастью, нашелся сподручный способ наблюдения, который дает возможность исследовать естественный мышечный тон в сравнительно интенсивной и удобной форме.

Как известно, предложено два способа наблюдать отрицательные колебания мышечного тока на живом человеке. Один из них представляет знаменитый опыт Дюбуа от 40-х годов. Другой сравнительно недавно предложен Германном.

Дюбуа погружает пальцы обеих рук в приводящие сосуды гальванометра с раствором $ZnSO_4$ и затем, сокращая одну из рук, он демонстрирует движение стрелки гальванометра в таком

направлении, как если бы в сокращенной руке возник ток в восходящем направлении. Это движение стрелки гальванометра он рассматривает как выражение отрицательного колебания мышечного тока при волевом сокращении.

Этому опыту с разных сторон предлагались другие толкования, и, наконец, в последнее время Германн опытами над животными, способными потеть и подвергаемыми один раз действию кураре (для уничтожения мышечных сокращений), в другой раз — действию атропина (для паралича секреторной деятельности в коже), с большой убедительностью доказывает, что наблюдаемые, по Дюбуа, на гальванометре явления есть следствие развития кожных токов одновременно с мышечным сокращением. По его теоретическим воззрениям, на живом человеке можно наблюдать только фазовые токи и только с реотомом; при постоянном же отведении к гальванометру на нем не должно получаться никаких явлений, так как на нормальных мышцах возбуждение распространяется без убыли, а потому и не может быть того явления отрицательного колебания при тетанусе, которое наблюдается при отведении несимметричных точек вырезанной мышцы и связано с такой убылью. Для отведения фазовых токов на живом человеке он предлагает другую форму. Местом отведения избирается предплечие. Отведение производится через так называемые «Seilenelektroden». Два пучка ниток, смоченных раствором $ZnSO_4$, обхватывают предплечие в виде колец, с одной стороны, на высоте между верхней третью и двумя нижними третями, а с другой стороны,— по границе предплечия с кистью руки; свободные концы пучков погружаются в изогнутые стеклянные трубки, наполненные также $ZnSO_4$; сюда же погружаются амальгамированные цинковые пластинки, переходящие в приводы гальванометра.

Таким образом, интересно было испробовать обе эти формы отведения, на этот раз — к телефону вместо гальванометра Они и были испробованы, и обе дали положительные результаты: волевое сокращение руки дает в телефоне правильный и

определенный шум такого же характера, как это наблюдалось в вышеизложенных опытах при прямом отведении от мышц.

Явление выступает настолько отчетливо и ясно, что может быть легко наблюдаемо при относительной тишине в аудитории, если при этом избегаются случаи к сотрясению телефона. Форма отведения, по Дюбуа, представляется более удобной и дает более громкий звук, чем германновская, особенно, когда берутся отводящие стаканы побольше, чтобы погружать в них не только пальцы, но и часть руки выше, как это иногда делает и сам Дюбуа в опытах с мультипликатором.

Что наблюдаемые явления не происходят от механических сотрясений электродов или сокращающихся рук в стаканах, это было проверено контрольными опытами. Человек, над которым делается опыт, в контрольном опыте должен держать руки в стакане совершенно спокойно, между тем как другой намеренно производит на внешних стенках стаканов такие сокращения рук и такие сотрясения, которые должны совершенно копировать движения, происходящие в действительных опытах. Однако в таких случаях ничего подобного естественному мышечному тону не наблюдалось.

При переходе к детальному разбору обращает прежде всего на себя внимание следующий факт. Сокращение одной руки, погруженной в стакан с $ZnSO_4$, дает известный звук в телефоне; но когда сокращаются обе руки одновременно, то звук выходит не слабее, как можно было бы предполагать, но, напротив, заметно сильнее. Это — постоянный факт, который не сразу поддается объяснению и который стоит в противоречии с тем, что наблюдал Дюбуа-Реймон на мультипликаторе. Правда, и в его опытах взаимное уничтожение эффектов одновременного сокращения рук (или ног) было редким случаем, а чаще получалось движение стрелки то в одну сторону, то в другую; то слабее, то сильнее; но наблюдавшееся у него и в его условиях находило свои объяснения [1] и не представляло

[1] Du Bois-Reymond. Untersuchungen über thierische Elektricität, II, 2, 285.

того постоянного усиленного эффекта, что здесь является всегда результатом сокращения обеих рук. К обсуждению этой особенности телефонического явления вернемся мы еще раз (глава вторая), а пока нам остается только напомнить, что гальванометрическое и телефоническое наблюдения — вещи очень различные: одно из них дает суммарный результат от ряда колебаний тока, между тем как другое — быструю смену отдельных колебаний тока воспроизводит в виде тона.

Второй факт, который замечается при таких опытах,— это одновременное с концом сокращения исчезание звука в телефоне. Здесь совсем нет того продолжительного последействия, которое оставляет за собою опыт на мультипликаторе и которое повело Дюбуа-Реймона к трудному предположению, что «продукт от сильного и продолжительного сокращения получается, вероятно, больше в том случае, когда мышцы живого человека приводятся в действие через волю, чем в тех случаях, когда они выделены из тела и тетанизируются током»,[1] а его противникам давало сильный аргумент для толкования явления в смысле немышечного происхождения. Эта новая особенность телефонического наблюдения, напротив, говорит, что действительно телефонически наблюдается мышечное, а не кожное явление.

Однако желательны доказательства, подтверждающие последнее более прямо. Они даются опытами над лягушками. Если повесить лягушку так, чтобы задние конечности ее погружались отдельно в 2 стаканчика с 2—3-процентным раствором поваренной соли, то можно наблюдать следующие явления:

а) при электрическом раздражении одного n. ischiadicus наблюдаются отрицательные колебания тока в телефоне; при раздражении обоих нервов одновременно наблюдается то же, но в более интенсивной форме (чтобы в последнем случае убедиться, нет ли вмешательства петель тока, следует только продолжать раздражение до полного утомления мышц);

---

1 Du Bois Reymond, op cit., II, 2, S. 294.

b) тот же опыт, но с задними конечностями, обнаженными от кожи, дает те же результаты;

c) напротив, на кураризованной лягушке, раздражение бедренных нервов не дает никаких явлений;

d) при тех же условиях отведения на лягушках, отравленных стрихнином, можно слушать тон естественного сокращения: он слышен лучше, если оба nn. ischiadici целы, чем в том случае, когда один из них перерезан.

Сопоставление опытов (b) и (c) с остальными достаточно говорит за мышечную натуру наблюдаемых явлений. Ими всеми подтверждается и более интенсивное проявление тона при одновременном сокращении симметричных мышечных масс. Наконец, сопоставляя последние способы наблюдения естественного сокращения с теми, которые практиковались нами раньше, пока не был поднят вопрос о возможности изучать отрицательные колебания через кожу и через отводящие жидкости, мы находим полное согласие в показаниях тех и других. Ввиду этого и ввиду основательной критики прежних гальванометрических наблюдений, мы можем сказать, что в *телефоне дается в первый раз средство наблюдать отрицательные колебания при волевом сокращении на живом человеке.*

В самом деле, если на живом человеке можно наблюдать только фазовые токи и только с реотомом, то и ожидать приложения гальванометра к явлению волевого сокращения нет никаких оснований. Если бы даже удалось сообщить реотому такую быстроту вращения, что число его оборотов в секунду соответствовало бы точно нормальной периодике, то все-таки фазы отдельных естественных импульсов нервных центров не будут в руках исследователя, а стало быть, их действие не может быть никаким образом подведено под ту простую форму, которая в обыкновенных опытах с реотомом доставляется образованием раздражающего импульса в один определенный момент вращения колеса реотома. Кроме того, как известно, до сих пор не удалось даже на человеке демонстрировать самое существование прерывистых электрических явлений при

волевом сокращении посредством вторичного тетануса. Поэтому Германн был в праве разюмировать положение вопроса в опытах на живом человеке словами: «Рассматривая строго, токи действия при *естественном* сокращении совсем еще не доказаны».[1]

Таким образом, телефонические опыты имеют прежде всего то значение, что ими доказывается прерывистая натура электрических явлений в сокращающейся волевым образом мышце, и теперь становятся невозможными в этом отношении сомнения вроде тех, которые высказывались в физиологической литературе много раз и в самое последнее время Крисом в цитированной выше статье. Затем телефон дает вместе с тем средство к изучению самой периодики этого прерывистого процесса. Ввиду всего сказанного, мы и можем принять отведение к телефону через погружение рук в стаканы с $ZnSO_4$ как форму наблюдения, наиболее сподручную и стоящую в полном распоряжении исследователя. Располагая этим средством, можно приступить к более подробному анализу тона естественного сокращения.

В отношении к естественному тону, как он наблюдался до применения телефона, накопились многие вопросы, которые до сих пор остаются открытыми. Так, до сих пор не определено бесспорно, какому действительному числу колебаний соответствует слышимый при этом звук, насколько он — явление правильно периодическое, насколько он окрашивается резонаторными свойствами нашего уха, изменяется ли он в высоте с изменением энергии сокращения и пр.

Прислушиваясь внимательно к телефоническому тону при волевом сокращении рук, можно слышать всегда один и тот же правильный, ровный и плавный шум, который ближе всего можно сравнить с шумом водопада вдали или невысоким (по тону) завыванием ветра в трубе. В нем нет тех частых и правильных колебаний в силе звука, что обыкновенно наблюдают

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 225.

на себе при сокращении masseter'ов и что дало повод Волластону справедливо сравнить этот звук с тем впечатлением, которое производит на наше ухо стук кареты, едущей вдали по каменной мостовой. Но оставляя в стороне эти второстепенные несходства, вообще можно сказать, что в отношении высоты и общего характера тон естественного сокращения, наблюдаемый телефонически и обыкновенным способом, непосредственно ухом, представляется существенно одинаковым, как и во всех до сих пор известных случаях искусственных мышечных тонов.

Изменения в энергии сокращения рук, пока они происходят в слышимых пределах, производят только изменение в силе звука, но не сопровождаются заметными изменениями в его высоте. В этом пункте телефонические наблюдения сходятся с наблюдениями Гельмгольца, с которыми впоследствии стали в противоречие показания Марея.[1] Последний, повышая последовательно энергию сокращения челюстей, находил всегда, что это сопровождалось повышением наблюдаемого звука, и разница между минимальным и максимальным сокращением соответствовала изменению звука на интервал квинты. Телефон не открывает на человеке ничего подобного, и так как его показания свободны от тех ошибок, которые всегда связаны с непосредственными наблюдениями на себе, где более или менее энергичное сокращение masseter'ов может отозваться на акустических свойствах уха — и, главным образом, изменениями в состоянии натяжения барабанной перепонки,— то показания Марея должны считаться весьма сомнительными.

Но вышеописанные опыты на лягушках с отведением их задних конечностей (по способу Дюбуа) к телефону дали заметить явления, которых не оказалось на человеке. Именно, под действием стрихнина, при первых энергичных судорогах слышится в телефоне шум, который не представляет ничего отличного от типического мышечного тона, но при следующих

[1] Marey. Comptes rendus, LXII, 1171. Также в: Du Mouvement dans les fonctions de la vie. 1868, p. 455.

судорогах, когда они становятся менее энергичными и сплошными, наблюдается шум более низкого и, так сказать, рокочущего характера, так что понижение в высоте звука представляется как бы связанным с известною прерывностью, несплошностью в сокращении. Может быть, это дает второе объяснение сделанных Мареем наблюдений.

Затем, если сличить естественный тон на человеке с тем, который наблюдается при волевом сокращении, на кролике, то можно убедиться, что в последнем случае тон не имеет такой плавности, как на человеке, и носит несколько хрустящий оттенок. Может быть, эта особенность объясняется смешанным действием красных и белых мышц кролика в m. gastrocnemius. Опыты над собаками, над голубями не представляют таких особенностей, а дают тот же типический шум, что наблюдается на человеке.

Как видно, телефон позволяет подметить и изучать некоторые тонкие особенности в явлениях естественного сокращения, но по отношению к главному вопросу — о числе импульсов, лежащих в основе такого сокращения,— телефонический метод дает сам по себе ровно столько же, что и старый способ прямого наблюдения. Он имеет лишь одно преимущество перед последним, что с ним ухо устраняется от непосредственного соприкосновения с сокращающейся мышцей и от связанных с этим условием шумов ушной раковины. Устранение вмешательства последних в наблюдении, конечно, является весьма желательным, но за всем тем между издающим звук телефоном и наблюдателем остается посредником наше ухо с его пока недостаточно изученными резонаторными свойствами. В силу этого последнего обстоятельства, в настоящее время в физиологии существует два представления о периодике волевого сокращения. Первое установлено Гельмгольцем в 1864 г и самое распространенное, по которому тон, слышимый от сокращающейся волевым образом мышцы, соответствует 36—40 колебаниям в 1 сек., и есть в действительности верхняя октава истинного числа вибраций мышцы, обнаруживаемого

методом соколеблющихся пластинок. По второму представлению, которое скорее приписывается Гельмгольцу, чем действительно ему принадлежит, «слышимый мышечный шум 36—40 колебаний в 1 сек. не имеет ничего общего с периодом колебаний мускула, которые происходят довольно неправильно, но этот шум есть лишь резонанс-тон нашего уха, вызванный этими неправильными сотрясениями».[1] Сам Гельмгольц на основании опытов с соколеблющимися пластинками замечает только,[2] что естественные мышечные вибрации лишь приблизительно периодичны, но не так точно периодичны, как движения колеблющихся камертонов и стальных пружин. Слова эти у него основаны на том, что соколебания пластинок при естественном сокращении происходят не так правильно и менее сильно, чем при искусственном тетанусе.

Если бы можно было регистрировать посредством получающего телефона те колебания, которые ему сообщаются естественным сокращением мышцы, то все эти вопросы разрешались бы прямо. Между тем и собранные по телефонной литературе данные и мои личные опыты не дают никакой надежды на то, чтобы можно было воспользоваться вибрациями телефонной пластинки для прямой регистрации. Как мы уже упоминали, по самым новым и наиболее точным определениям оказывается, что колебания, совершаемые телефонной пластинкой, даже при звуках голоса, происходят менее чем в пределах одной световой волны. Более можно ожидать от разрабатываемого в последнее время фотографического метода, который уже и дал некоторые результаты по отношению к изучению колебаний пластинки отправляющего микрофона».[3]

Пока приходится поэтому брать от телефона то, что им дается нашему уху в форме известного акустического явления.

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 50.

[2] Helmholtz. Ueber den Muskelton. Verhandl. des naturhistorisch. u. medicinisch. Vereins zu Heidelberg, 1868, S. 89.

[3] Naturforscher, 1883.

Чтобы воспользоваться им в этом виде, следует обратиться, с одной стороны, к анализу звука, сопровождающего естественное сокращение, с другой стороны, к попытке воспроизвести его искусственно возбуждением мышцы прямо или с нерва раздражителями определенного числа импульсов.

Возможность наблюдать естественный тон в удобной и довольно интенсивной форме через погружение рук в растворе $ZnSO_4$ представляет выполнимою задачу исследовать это несомненно сложное звуковое явление с помощью резонаторов. Опыт такого исследования был уже сделан Гельмгольцем по отношению к наблюдаемому прямо ухом тону. По его словам, он «прилагал много старания к тому, чтобы построить такой резонатор, который усиливал бы для уха естественный тон и таким образом определял бы точнее его природу».[1] Он не описывает подробно этих опытов и замечает только, что на акустическом пути ему удалось исследовать это очень несовершенно, потому он и перешел к методе соколеблющихся пластинок.

Резонаторов, настроенных для низких тонов, готовых у меня под руками не оказалось, приступить же сам к их постройке я пока не имел возможности. Но мне казалось желательным произвести опыты с резонаторами и для тонов более высоких, какие имеются уже готовыми в известной обыкновенной коллекции медных шаров, где самый низкий тон дан в 130 колебаний. Это казалось желательным особенно ввиду вышеприведенного мнения, по которому шум естественного сокращения рассматривается как образующийся уже в нашем ухе из сравнительно неправильных в действительности сотрясений мышцы. Ввиду этого мнения мог быть поставлен вопрос: не откроется ли при помощи резонаторов в естественном мышечном шуме постоянного присутствия или летучего прорывания более высоких тонов, как это удается делать в случаях шума листьев, водопада и пр.?

---

[1] Helmholtz. Ueber den Muskelton, op. cit., S. 88.

Чтобы передавать резонатору звуковые колебания, оба телефона, служившие обыкновенно для опытов, снабжались уже описанными выше придатками. Последние своими свободными концами ставились к отверстию шара-резонатора или свешивались внутри полости последнего. Опыты обыкновенно делались ночью при совершенной тишине и были произведены очень внимательно, но никакого, даже летучего, следа тех тонов, для которых могли служить прилагавшиеся к делу резонаторы, в естественном мышечном тоне не обнаружилось. Придавать значение произведенным опытам в том смысле, что они с решительностью говорят против взгляда на мышечный тон, как слагающийся из ряда довольно неправильных колебаний, при данном положении дела, конечно, не представляется возможности. Если бы они дали положительный результат, они внушили бы сразу доверие, но, когда через резонатор выделяется нуль и нуль из мышечного шума, все может оставаться сомнение, что может быть этот шум и представляет в действительности комплекс изменчивых и разнородных колебаний, но этот комплекс и в целом так слаб, что трудно ожидать выделить из него частные, быстро сменяющиеся тоны.

Таким образом, та неполная попытка анализа естественного тона, которая была сейчас описана, не дала никаких решительных результатов. К постройке резонаторов для более низких тонов я и не стремился особенно сильно ввиду того, что Гельмгольц уже пробовал постройку таких резонаторов, и, по его словам, исследование естественного сокращения на акустическом пути удалось ему очень несовершенно. Поэтому мое главное внимание было обращено на другой возможный прием — на исследование данного явления путем искусственного воспроизведения мышечного сокращения с звуковым характером естественного.

Когда так ставится задача — воспроизвести искусственным раздражением мышцы сокращение ее с характером естественного,— то, конечно, ближе всего представляется применение к делу тетанизации мышцы 18—20 индукционными ударами

в 1 сек., так как это число импульсов по учению Гельмгольца лежит в основе естественного сокращения. Такие опыты и были произведены прежде всего. Для получения колебаний определенного и небольшого числа употреблялись как прерыватели тока поперечно колеблющиеся стальные полосы; колебания их поддерживались замыканиями и размыканиями тока в электромагните на манер того, как это устроено в гельмгольцевском камертоне. Частота колебаний их определялась точно регистрацией на вращающемся цилиндре посредством сигнала Депре производимых ими прерывов тока. Таких колеблющихся полос различной толщины для различного числа колбаний была целая серия, и частоту колебаний можно было еще разнообразить и видоизменять в узких пределах очень тонко привешиванием к колеблющейся полосе некоторого небольшого отягощения. Индукционные удары при этом в одних опытах не выравнивались, в других же замыкательные были выравнены приблизительно в силе с размыкательными по способу Бернштейна. Таким образом, было испробовано раздражение мышцы с нерва очень разнообразным числом колебаний в пределах от 16 до 40 в 1 сек.; но во всех этих опытах ничего подобного естественному тону в телефоне не наблюдалось; то, что было слышно в нем, это были отдельные звуковые толчки соответственного раздражению числа или при наибольшей данной частоте соответственные тоны.

Можно думать, что такой отрицательный результат происходит оттого, что индукционные удары по своему развитию во времени сильно отличаются от естественных импульсов, а через это и отрицательные колебания могут быть в сравниваемых случаях совершенно отличного характера. Поэтому следовало бы испробовать раздражение с другими источниками электричества. Для этой цели, очевидно, необходимо устройство особого аппарата, где бы можно было изменять как частоту перерывов тока, так и быстроту положительных и отрицательных его колебаний в силе. Задача, как видно, весьма желательная, но и весьма трудная, к выполнению которой я не имел

ни средств, ни времени. Несколько случайных наблюдений над действием перерывов постоянного тока на мышечные явления в телефоне побуждают меня, однако, мало надеяться получить положительный результат и на этом пути. Между тем все мое внимание привлекли к себе другие случаи электрического раздражения, где в самом деле наблюдаются в телефоне явления, совершенно сходные с явлениями нормального сокращения.

Действительно, если мы сравним звуковые явления в мышечном телефоне при раздражении индукционными ударами очень высокой частоты и химическими реагентами с одной стороны, при естественном возбуждении с другой, то мы найдем полное согласие в явлениях до невозможности отличить их друг от друга. Конечно, объяснение этого факта может быть сделано различным образом. Когда Бернштейн[1] со стетоскопом наблюдал, что «химический мышечный тон» сходен с естественным, то он сделал предположение, что «освобождение потенциальных сил в нерве происходит легче всего с такой периодичностью, с какой оно совершается при жизни». «Можно себе представить,— говорит дальше Бернштейн,— что молекулярный механизм нерва через употребление и упражнение как бы приспособился к тому естественному периоду освобождения (сил), так что он и сам впадает в него, если не вынуждается искусственно к принятию некоторого другого».

Пока дело идет об явлениях химического раздражения, которое можно рассматривать как действующее само по себе непрерывно, легко может держаться только что приведенное предположение. Но когда на нерв действуют определенные и верные колебания индукционного тока и эффект получается тот же самый, то легко может возникнуть предположение совсем другого рода, именно: может быть и нормальные импульсы только потому выражаются в мускуле известной периодикой, что на периферии (в мышцах и нервах) даны условия для такой периодики.

---

[1] Bernstein. Ueber die Höhe..., op. cit.

В самом деле, если мы один раз тетанизируем лягушечью мышцу 5000 индукционных ударов в 1 сек., другой — 2500, в третий — 250, в четвертый — химически и все слышим от мышцы один и тот же известный тон-шум, то невольно является мысль: мышце присущи некоторые собственные условия периодики. Правда, определенный тон во всех этих случаях выражен очень слабо, он сильно осложнен шумом, но в последнем можно признать всегда некоторую постоянную высоту. Наконец, те случаи, когда мы слышим от мышцы уже совершенно определенные музыкальные тоны, но на октаву или квинту ниже по сравнению с раздражением, эти случаи не оставляют в нас ни малейшего сомнения в том, что мы имеем дело с определенным числом мышечных вибраций, и что тут мышца не копирует фатально периодику индукториума, а в ней происходят какие-то особые процессы слития и комбинирования возбуждений, как это разбиралось нами выше.

Если это так, то очевиден и неизбежен отсюда вывод по отношению к естественному сокращению по крайней мере отрицательного характера: *по слышимому от мышцы естественному тону нельзя заключить с определенностью, что мышца со стороны нервных центров иннервируется соответственным этому тону (или нижней октаве) числом импульсов.*

Но если разобрать известные уже нам наблюдения, то они, повидимому, представляют данные для заключения не только отрицательного, но и положительного характера.

Мы сказали уже, что звуковое явление в мышечном телефоне при нормальной иннервации и при двух указанных формах искусственного возбуждения (тон-шум) представляется совершенно сходным. Сходство это настолько велико, что оно едва ли может считаться, так сказать, случайным; наоборот, несходство естественного тона с общим характером всякого искусственного изохронного (с раздражением) тона опять же так велико, что оно вызывает на серьезное размышление. Мы поэтому остановимся несколько подробнее на указанных сход-

ствах в одних случаях, несходствах в других и для этого сличим сравниваемые телефонические звуки отдельно со стороны силы, высоты и тембра.

По силе естественный тон всегда значительно уступает *обыкновенному* искусственному мышечному тону. Эту разницу нельзя сводить исключительно на разницу в силе сокращения, потому что изохронный тон даже при сравнительно слабой тетанизации мышцы оказывается все-таки сильнее и легче замечается ухом (не зависимо от частоты, а то, конечно, если бы этого не было, если бы дело шло только о музыкальных тонах, то можно было бы объяснять факт иначе), чем естественный при самом сильном сокращении. Зато искусственный тон-шум в этом отношении вполне сходен с естественным. Эта его сравнительная слабость особенно ясно замечается, когда при раздражении, например, камертоном в 250 сначала слышится музыкальный тон, а потом он переходит в шум; переход такой всегда сопровождается резким понижением в силе звука и приближением его к естественному. Относительно указанной разницы между естественным и обыкновенным (изохронным) искусственным тоном можно было бы возразить, что нормальные возбуждения падают не одновременно на отдельные волокна, а, так сказать, в раздробь, а потому и не могут на телефон производить того сильного и дружного действия, что делает электрическое раздражение. Но на это можно заметить, что пусть так, но тогда придется то же объяснение перенести и на случай электрической тетанизации при высокой частоте. На этой мысли мы остановимся потом еще раз.

По высоте тон-шум искусственный и естественный представляются совершенно одинаковыми. В добавление к этому можно сопоставить еще одну их общую частность. На лягушке при более слабых стрихнинных судорогах, как замечено выше, место ровного типического шума заступал иногда некоторый более прерывистый звук — рокот. То же можно тогда наблюдать на лягушечьей мышце и при раздражении 250 колебаний

в 1 сек. Таким образом, и искусственный тон-шум варьирует немного в высоте, как и естественный, но это также редкое явление и наблюдалось мною только на лягушке.

В отношении общей окраски сопоставленные нами звуковые явления тоже представляются настолько сходными, что часто их невозможно отличить друг от друга. Разве шум искусственного тетануса отличается большей резкостью, но это отличие далеко непостоянно и нехарактерно и находит себе вероятное объяснение в том, что вообще, как известно, естественное сокращение нормально никогда не достигает максимальной силы искусственного. Когда последнее в самом деле совершается менее интенсивно, то сходство их становится более полным, или, говоря точнее, оно становится совершенным

Ввиду всех этих сходств до мелочных особенностей сравниваемых нами явлений и оставляя пока в стороне случай химического раздражения как случай неизвестной натуры, кажется вполне законным заключение, что *искусственное воспроизведение мышечного сокращения с звуковым характером нормального получается вообще при очень высокой частоте импульсов,* на которую мышца уже не в состоянии отвечать соответственными тонами. Отсюда открывается прямой путь к мысли, что естественное сокращение мышцы определяется нормально громадной частотой возбуждения, а не 18—20 колебаниями, как говорит господствующее учение.

Эта мысль вытекла из изучения акустических проявлений мышечного сокращения. Чтобы дать ей более определенное основание, необходимо, во-первых, рассмотреть, в какое отношение ставится она к другим фактам, известным для волевого сокращения, полученным другими методами и служащим опорой господствующему учению, а во-вторых, необходимо выяснить, чем высказанное сейчас представление о происхождении волевого сокращения отличается от второго имеющегося в физиологии воззрения на тот же предмет.

Известно, что учение Гельмгольца о центральной иннервации 18—20 импульсами основано главнейшим образом на дан-

ных, полученных по методу соколеблющихся пластинок. Наблюдение его над колебаниями последних под влиянием сокращающейся естественно мышцы показали, что истинный период вибраций такой мышцы есть именно 18—20 колебаний в 1 сек., а слышимый ухом от мышцы звук — только верхний обер-тон этого числа колебаний; очевидно, важным решающим моментом за тождество естественного сокращения мышцы с искусственным при большой частоте раздражения должна служить проба на то, приводит ли этот второй способ возбуждения мышцы в соколебание пластинки того же числа вибраций, что наблюдалось выше у Гельмгольца. Такая проба и была бы, конечно, мною сделана, если бы я не встретил в опытах самого Гельмгольца наблюдений, дающих именно то, что в данном случае требуется, и остававшихся до сих пор и у него самого и у позднейших исследователей в тени и без всякого теоретического освещения. Он в самом деле при той частоте раздражения, при которой мы слышим в телефоне звук с характером волевого сокращения, наблюдал соколебания пластинок, характеризующие, по нему, нормальное сокращение. Мы приводим буквально его слова, которые показывают на полное совпадение наших телефонических наблюдений с его наблюдениями не только в этом пункте, но и в других отношениях. «В надежде значительно облегчить опыты, если бы можно было делать их на лягушках, я делал также опыты и с их мышцами. Тон в 120 колебаний удалось слышать только намеком («spurweise»), когда я вешал лягушечью мышцу, поднимающую некоторую тяжесть, на палочку, воткнутую в слуховый проход. Напротив, можно видеть очень хорошо вибрации пружин от 16—20 колебаний, если мышцу подвешивать к описанной дощечке с пружинами и заставлять посредством электрической тетанизации соответственного числа ударов поднимать тяжесть в 2 унции. Колебание пружин с числом 120 вызвать через изохронные электрические удары по нерву совсем не удалось. Напротив, я видел слабые колебания пружин, которые пред-

ставляются соответствующими естественному периоду вибраций лягушечьего спинного мозга, когда я индукционный аппарат ставил на 120 колебаний, а соколеблющиеся пластинки на 16 колебаний».[1]

Таким образом, оказывается совершенное согласие наших телефонических результатов с тем, что заметил Гельмгольц и что только ему можно было заметить при тех трудных средствах наблюдения. У него пружины с периодом 16 приходили при тетанизации 120 колебаниями в слабые соколебания, но и от естественно сокращавшейся мышцы они соколебались тоже слабо, никогда не представляли той интенсивности и правильности соколебаний, что при электрическом раздражении 16 ударами: таким образом, это обстоятельство не ослабляет отыскиваемое нами сходство, но, напротив, усиливает его.[2] Затем, как видно, тон от мышцы при 120 колебаниях он слышал только «spurweise», то же слышим и мы в телефоне, а то, что дальше дает сокращающаяся мышца, есть

---

[1] Helmholtz. Ueber den Muskelton..., op. cit., S. 89.

[2] Напротив, следующий опыт Гельмгольца теряет для нас приписываемую им доказательность именно потому, что пластинки давали *сильные изохронные* соколебания. Он говорит: «Токи числа колебаний 18, действуя на лягушечий спинной мозг, производили и на пластинках сильные изохронные колебания. Их число, кажется, приходится так близко к естественному числу спинного мозга, что оно вполне им усвояется» (S. 90). Такие сильные колебания, отнимая сходство с явлениями на естественно сокращающейся мышце, возбуждают сомнение, не существовало ли, при непосредственном электрическом раздражении мозга, перехода раздражения прямо на двигательные пути. Это сомнение опытами не было устранено, и не дано описания способа раздражения спинного мозга. Я пробовал подойти к вопросу таким образом, что раздражал не прямо мозг, а чувствующий нерв на обезглавленной лягушке, и слушал в телефоне рефлекторные сокращения на лапке симметричной стороны. В этих условиях на колебания 18 по числу и на большее и на меньшее число телефон всегда отвечает одним и тем же естественным тоном. Следовательно, через целый рефлекторный аппарат даже очень ограниченное число импульсов не переходит без изменения в типе.

уже тон-шум, который по его известной нам сравнительной слабости, конечно, и не мог быть замечен Гельмгольцем через ухо непосредственно, а соответственный ему эффект наблюдался у него на соколеблющихся пластинках.

Наблюдение Гельмгольца, отмеченное им без всякого отношения к его теории волевой периодики, не могло быть у него, конечно, летучим и случайным и представляется нам весьма убедительным. Оно дает независимое от свойств нашего уха объективное доказательство, что в явлении сокращения от очень частых электрических импульсов, как и в явлении естественного сокращения, мышечные элементы представляют периодические колебания небольшого числа. И по характеру соколебаний пластинок такого периода и по свойству акустического явления (нерезко выраженная высота тона, осложнение сильное шумом) следует действительно признать, что колебания эти только приблизительно периодические, что они не настолько правильны, как колебания камертонов и стальных пружин, как заметил Гельмгольц. Но они (периодические колебания) существуют объективно, и, следовательно, наблюдаемая ухом периодика не возникает лишь в нашем воспринимающем органе из неправильных сотрясений, как это предполагает второй вышеприведенный взгляд на волевой тетанус, становясь в очевидное противоречие с показаниями пружинных резонаторов. В этом последнем пункте и заключается существенное отличие нашего представления от второго существующего в физиологии мнения.

На основании имеющихся наблюдений можно привести еще некоторые соображения относительно существования и формы периодики в мышце, сокращающейся нормально или тетанизируемой с большою частотой. С одной стороны, когда мышца тетанизируется числом колебаний, которые она не в состоянии все воспроизвести и которые она заменяет тоном на квинту, октаву или две ниже, то она это делает в силу ее способности переводить одни периодические движения в другие по каким-то присущим ей законам, выражающимся сравнительно в простых

числовых отношениях. Если это так, то мы имеем основание продолжить мысленно эту способность перекомбинирования одной периодики в другую и дальше. С этой точки зрения, как бы ни была велика исходная раздражающая периодика, мы все же должны ожидать, что хотя период колебаний в мышце может измениться очень сильно, но колебания опять-таки получат некоторую периодичность. Поэтому и слышимый от мышцы тон-шум может быть рассматриваем как предельное и очень сложное выражение мышечной переработки в новую периодику. В самом деле, с этой точки зрения тон-шум не может быть явлением простым, с периодичностью одного строго правильного типа. Мы могли видеть, что такое или иное состояние мышцы очень сильно отражается на ее способности к периодическим вибрациям. Есть поводы принять, что в одной и той же мышце разные волокна, в волокне элементарные мышечные молекулы обладают в данное время в неодинаковой степени этой способностью. Действительно, в некоторые непродолжительные моменты наблюдения нам случалось ясно слышать в мышечном телефоне два музыкальных тона одновременно — один в унисон с прерывателем (около 300 колебаний), другой октавой ниже. Это в опытах на кролике.[1] В опытах на лягушке при индукториуме с 250 колебаниями нижняя октава слышится иногда более продолжительною, чем это было сказано при описании общих явлений, и тогда обыкновенно рядом с нею слышен и тон-шум. Стоит нам признать, что и естественное сокращение определяется некоторым высоким числом импульсов, и нам сложный и нечистый периодический характер этого сокращения представляется как неизбежное и роковое следствие такого происхождения. Наблюдаемый от такой мышцы определенный тон может быть только выражением преобладающего в ней периода колебаний, а не всех колеба-

---

[1] Гельмгольц также при раздражении бедренного нерва на кролике 120 колебаниями слышал от мышцы соответственный тон и рядом с ним, хотя не вполне уверенно, еще верхний обер-тон.

ний; он поэтому и не в состоянии достигать той силы, которую имеют изохронные мышечные тоны. Рядом с этим периодом мыслима возможность в той же мышце для вибраций другого числа. Раз мы примем за естественный тип возбуждение мышцы импульсами очень высокой частоты, то какой бы точный период мы им ни приписали, в каких бы простых интервалах ни выражались градации их слития в периодику меньшего и меньшего числа колебаний, мы должны допустить по аналогии с опытами искусственного раздражения, что этих градаций может быть не одна, что какая бы периодика ни была более сродна мышечным молекулам, они не все одинаково будут реагировать на высокую и неусвояемую прямо без переработки частоту нормальных импульсов, а поэтому не в состоянии произвести того правильного и дружного внешнего периодического эффекта (на резонатор или ухо), что наблюдается в случае раздражения числом электрических толчков, лежащим в пределах их способности точного воспроизведения.

Таким образом, слабость этих внешних действий естественного сокращения с развиваемой нами точки зрения указывается существенно в других условиях, чем это предполагалось до сих пор. Обыкновенно принимают, что при естественном возбуждении отдельные волокна получают раздражающие толчки не одновременно друг с другом, а находятся в разных фазах одного и того же периодического процесса, или, выражаясь словами Брюкке, что нормальное возбуждение распространяется «nicht nach Art von Salven, sondern nach Art eines Pelotonfeuers». Этим обстоятельством главнейшим образом исследователи, не сомневавшиеся в прерывистой натуре нормального сокращения, объясняли его неспособность вызывать вторичный тетанус. По нашему же мнению, причина этой неспособности должна лежать существенно в разнородной, неодинаковой периодичности отдельных мышечных элементов. По крайней мере нам непосредственно не понятно, почему бы выраженная сравнением Брюкке причина непременно должна отличать естественное сокращение от электрического тетануса. В пользу же

принятого здесь объяснения мы можем привести опять прямой опыт. Когда мы тетанизируем электрически мышцу с нерва большим числом колебаний, наши раздражения падают на нерв несомненно в один и тот же момент, не в пример центральным импульсам по тому объяснению; однако их действие на вторичный нервно-мышечный препарат оказывается (при умеренной силе токов) то же, что и действие, нормально сокращающейся мышцы. Раньше Мора и Туссэн,[1] недавно детальнее Шенлейн[2] доказали (это могут подтвердить и наши личные опыты), что когда частота раздражения переходит известную границу (по Мора и Туссэн, начиная с 80 импульсов в 1 сек., по Шенлейну, на свежей мышце с 220 в 1 сек), то сокращающаяся мышца неспособна к тетанизации вторичного препарата, между тем как малая частота раздражения сравнительно легко действует на вторичный, третичный и т. д. препараты. Нашим объяснением дается всем этим случаям бессилия к вторичному действию одно общее объяснение в неодинаковой, дивергирующей периодике отдельных мышечных элементов, в то время как наше ухо и соколеблющаяся пластинка выделяют только преобладающий период из множества других, ему сопутствующих, и потому лишь в слабой и несовершенной форме.

Как видно, показания физиологического реоскопа свидетельствуют также в пользу того, что естественное сокращение мышцы должно быть подведено под тип возбуждений большим числом импульсов. Наконец, припоминая и сопоставляя все до сих пор известные в этом отношении факты, мы имеем, кажется право сказать, что принятое здесь объяснение периодики волевого сокращения гармонирует совершенно со всеми ими, и некоторые из них только с точки зрения этого объяс-

---

[1] Morat et Toussaint. Les variations de l'état électrique des muscles dans les différents modes de contraction. Archives de physiol. norm. et pathol., 1877, p. 157.

[2] Schönlein. Ueber das Verhalten des secundaren Tetanus bei verschiedener Beizfrequenz. Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1882, S. 347.

нения становятся понятными и, так сказать, вперед им требуются. Нам остается поэтому только резюмировать наш взгляд на периодику естественного сокращения, причем отличие его от двух существующих в физиологии по этому предмету теоретических представлений не требует новых сопоставлений и указаний.

Естественное сокращение мышцы определяется, повидимому, некоторым высоким числом импульсов, выливающихся в результате в периодику низкого числа колебаний неодинакового для отдельных элементов и только с преобладающим в известной степени периодом, как он установлен Гельмгольцем.

Мы употребили выражение: «естественное сокращение мышцы определяется», избегая этим предрешать вперед, как дело происходит в действительности, т. е. доходят ли нормальные импульсы нервных центров до мышцы на самом деле с высокой частотой или точная комбинация их дана уже для мышцы готовою извне ее. Если бы оказалось в будущем и последнее, суть нашего представления о комбинированном происхождении наблюдаемой периодики от периодики высокой частоты колебаний нисколько не изменилась бы, а только место и условия для нормального комбинирующего процесса должны были бы быть перенесены вне мышцы. В настоящий же момент для нас важно, что условия для периодики существуют в самой мышце и что, следовательно, когда речь идет об естественном *мышечном* сокращении, то необходимо считаться *прежде всего* со свойствами самого мышечного аппарата. Поэтому ближайший вопрос для нас должен быть вопрос о том, чем могут быть даны в нем самом условия для такой периодики.

Как только было дознано, что отдельное отрицательное колебание имеет свое определенное течение, свою определенную продолжительность, вместе с этим намечались обстоятельства, ставящие границу для способности мышцы вибрировать изаритметически [3] на большое число импульсов. Ста-

новится частота раздражений настолько велика, что новый раздражающий толчок приходит в мышечный элемент раньше, чем завершилось отрицательное колебание от предыдущего толчка,— должно происходить налегание друг на друга отрицательных колебаний. Доходит дело до этого,— должно получиться *нечто новое*. На основании явлений начального вздрагивания (Anfangszuckung), дающих знать себя, начиная с известной частоты раздражения и на основании теоретических соображений о натуре отдельного отрицательного колебания, Бернштейн приходил к такому предположению, что эти новые отношения должны, наконец, выразиться некоторым постоянным, неперемежающимся изменением в электрических свойствах мышцы. Когда отрицательное колебание от одного возбуждения находится еще в действии, на него налегает новое, на это — еще новое; вследствие этого данный мышечный элемент должен пребывать все время в некотором новом состоянии maximum'a.[1] Так как далее, по нему, возбуждение мышечного элемента есть функция скорости, с которой изменяется высота волны раздражения в этом элементе, то при новом неизменном состоянии данного мышечного элемента не должно быть никакого возбуждения. Таким образом, он предполагал, если раздражения достаточно сильны и следуют довольно быстро друг за другом, будет получаться, наконец, только начальное вздрагивание мышцы и никакого сплошного тетануса.[2]

Когда последнее предположение не оправдалось, когда получены были правильные тетанусы и при такой большой частоте раздражения, которая не может быть приведена ни в какое соотношение с продолжительностью волны раздражения, возникло новое предположение (Кронекер и Штирлинг),

---

[1] «... negative Schwankung in dem Element wird in diesem Falle auf ihrem Maximum verharren» (B e r n s t e i n. Untersuchungen..., S. 123).

[2] B e r n s t e i n. Untersuchungen..., S. 121.

по которому для вибраций мышцы, изохронных с раздражением, не полагалось никакой границы.

Мы видели из опытов, что и это последнее также не оправдалось. Действительно, когда импульсы следуют друг за другом очень часто, наступает в мышце *некоторое новое положение дела,* но оно не есть сплошное электрическое изменение, а представляет также явление перемежающееся, колебательное, но небольшого числа колебаний и того же общего характера, каким является нормальное сокращение.

Для вывода этого явления из одних известных свойств отрицательного колебания не предвидится возможности. Необходимо допустить, кажется, для обыкновенной мышцы нечто подобное тому, что найдено Мареем[1] и подтверждено Гильдебрандтом[2] для сердечной мышцы, именно, что для мышечных элементов, когда они находятся под влиянием периодического раздражения, существуют моменты их временной невозбудимости к новым импульсам (phase réfractaire). Нечто, напоминающее этот факт, найдено затем Рише[3] на рубчатых мышцах рака: на высоте тетанической кривой он наблюдал периодические колебания, которые представляли периоды, более продолжительные, чем действующее раздражение. Рише эти периодические колебания в силе тетануса рассматривает как следствие временной мышечной усталости и быстрого оправления от нее, происходящих во время самого тетанического сокращения.

Что в некоторых наблюдавшихся нами явлениях может быть замешана так или иначе мышечная усталость, нельзя сомневаться. Свежая мышца воспроизводит гораздо большее число колебаний; потом она дает иногда тон октавой ниже и наконец тон низкий, тон-шум. Чем больше частота раздражений, тем быстрее наступает такое явление; для очень боль-

1 Marey. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie, 1877, № 1.

2 Jahresbericht über die Fortschritte d. (Anat. u.) Physiologie, 1878, S. 51.

3 Richet. De l'excitabilitè du muscle pendant les différents periodes de sa contraction. Comptes rendus, LXXXIX, 242.

шой частоты оно дается, так сказать, сразу. Естественное сокращение подходит, повидимому, под последний случай.

Но, очевидно, принимать «усталость» мышцы в обыкновенном значении для объяснения естественного сокращения и некоторых случаев искусственного — положительно нег никакой возможности. Если можно нам употреблять это слово, то только в переносном смысле, понимая под ним или, по Грюнхагену,[1] некоторую молекулярную инертность мышечных элементов, благодаря которой они от ряда толчков пребывают временно в таком положении, как будто бы через них проходил постоянный ток, или, по Энгельманну,[2] временную непроводимость элементов для нового возбуждения, или, наконец, по Вундту,[3] развивающийся вместе с возбуждением в тех же элементах восстановительный, задерживающий процесс, который не успевает протечь достаточно, прежде чем приходит новый раздражающий толчок.

Как видно из одного сопоставления этих мнений, что все здесь вопросы еще очень темные и в настоящее время делать между ними выбор, строить на основании их определенные заключения совершенно невозможно. Ими намечаются только пути, где можно искать объяснения.

Но как ни темны относящиеся сюда сведения, теперь можно уже с большою вероятностью сказать, что хотя условия для периодики в мышечной ткани должны быть признаны, но они не могут быть понимаемы в том смысле, что элементы ее, как какого-нибудь звучащего тела, настроены преимущественно на один какой-либо период вибраций; условия для периодики, надо полагать, даны здесь настолько и модифицируются постольку, в какой мере существуют в мышечных элементах условия, определяющие их временную невозбудимость вслед

---

[1] Gruenhagen. Versuche über intermittirende Nervenreizung. Pflüger's Archiv, Bd. VI, S. 157.

[2] Engelmann, Pflüger's Archiv, Bd. IV, S. 3.

[3] Wundt. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, Abth. I, S. 43 u. f.

за возбуждением. Эти последние условия и видоизменяются в широких пределах в зависимости от рода животного, состояния мышечной ткани, силы раздражения и пр. Точно констатирован такой факт временной невозбудимости в настоящее время только для максимальных раздражений и на лягушке. Гельмгольц доказал, как известно, что когда за индукционным ударом, дающим максимальное сокращение, следует второй раздражающий удар через промежуток времени менее 1/600 сек., то от второго удара не получается никакого эффекта на мышце.

Когда здесь речь шла о наблюдаемых на мышцах явлениях, то мы относили условия происхождения к ней самой, между тем как во всех этих опытах раздражение производилось с нерва, и, следовательно, условия для комбинации этих явлений могли быть даны уже в нерве. Пока опыты на этом последнем не показали обратного, наше предположение имеет лишь шаткую почву для себя: за него говорит только одно обстоятельство, это то, что мышца сравнительно с нервом представляет аппарат, более утомляющийся и, может быть, менее подвижной, судя по тому, что нам известно по чувствующему нерву. Чтобы это стало не одним предположением, нам необходимо перейти к исследованию нервных явлений отдельно на самом нерве, так как обратное, исследование мышечных явлений при раздражении прямом мышц, затруднено многими обстоятельствами.



ГЛАВА ВТОРАЯ

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД НЕРВАМИ

Вопрос о применении телефона к исследованию электрических явлений в нерве имеет самостоятельный интерес серьезного значения. В самом деле, если деятельные токи нерва в состоянии действовать на телефон ощутимым для нашего уха образом, то дается незаменимое средство изучать периодику тетанического возбуждения нерва и в то же время отдельные колебания нервного тока, вызываемые единичными импульсами. Обе эти возможности приложения телефона имели бы гораздо более значения по отношению к нерву, чем к мышцам, и по понятным причинам. Что касается отдельных колебаний, то гальванометр, единственное современное орудие, получил для обнаружения их даже на мышце лишь в последнее время достаточную чувствительность, на нерве же он может прилагаться только при употреблении диференциального реотома. Что же касается периодики нерва, то для нее и тех ограниченных средств, которые практикуются на мышце, здесь не имеется, так как ни стетоскоп, ни соколеблющиеся пластинки рассчитывать на приложение к нерву не могут.

Только в самое последнее время (в прошлом году) удалось с положительным результатом применить к нерву физиологический реоскоп; именно, Герингу удалось получить истинные

вторичные сокращения от возбужденного нерва.[1] Этим в первый раз была доказана опытно прерывистая натура тетанического нервного возбуждения,— факт, теоретически не представлявший никаких сомнений после того, что известно для мышц; методического же значения это средство не могло иметь никакого, так как вторичный тетанус нерва удается нелегко и только при особенно выгодных условиях (охлажденная лягушка, свежий поперечный разрез, абтерминальное направление действующих около него токов, индукционных или фазовых). Следовательно, этим средством не давалось возможности изучать периодику или хотя бы сделать из него такие применения, какие делали Мора и Туссэн[2] и затем Шенлейн,[3] определяя ту частоту раздражений, при которой мышца начинает давать вместо вторичного тетануса одиночные сокращения. Таким образом, периодика нерва представляет в настоящее время область явлений, не возбуждающую сомнений в ее существовании, но совершенно незатронутую и недоступную. Есть факты, которые говорят о возможности применения телефона и в этой области явлений. Мы видели, что Геринг получал вторичный тетанус с нерва; стало быть, токи, действующие в последнем, способны действовать возбуждающим образом на другой нерв, и, следовательно, тем более они должны обнаруживать свое действие на телефон — аппарат, гораздо более чувствительный, как нам известно.

Затем давно уже определено Дюбуа-Реймоном, что электродвигательная сила нервного тока на лягушке доходит до

---

[1] Hering. Beiträge zur allgemeinen Nerven - und Muskelphysiologie, IX Mitth. Ueber Nervenreizung durch den Nervenstrom, Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch. in Wien, 1882, S. 237.

[2] Morat et Toussaint. Les variations de l'état électrique des muscles dans les differents modes de contraction. Archives de physiol. norm. et pathol., 1877, p. 156.

[3] Schönlein. Ueber das Verhalten des secundären Tetanus bei verschiedener Reizfrequenz. Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1882, physiol. Abth., S. 347.

0.022 Даниэля. Это гораздо больше, чем необходимо для произведения в телефоне слышимых эффектов, что можно видеть, сличив эту цифру с теми числами, которые выражают minimum силы тока, производящий в телефоне еще доступные уху колебания (стр. 2). Следовательно, покоящийся нервный ток должен вызывать в телефоне ясные звуки. Действительно, при отведении посредством неполяризующихся электродов к телефону одновременно двух нервов я мог убедиться, что слышны совершенно ясно как отдельные замыкания нервного тока от руки, так и периодические посредством искусственного прерывателя с совершенно чистым и изолированным от побочных токов ртутным контактом. Перерывы той же цепи по удалении нервного препарата и замене его куском электродной глины не давали звуков.

Таким образом, есть основание ожидать, что и токи действия от нерва дадут звуки в телефоне. Однако надеяться на многое от него было трудно, так как и отрицательные колебания мышечного тока действуют на него с умеренной интенсивностью.

На деле действительность превзошла ожидания и представляла даже сначала нечто озадачивающее, что, впрочем, нашло потом свои теоретические объяснения.

Если отвести к двум расположенным известным образом телефонам один бедренный нерв лягушки, как отводят его обыкновенно к гальванометру, и затем тетанизировать другой конец нерва умеренными индукционными токами от обыкновенного индукториума, то в телефоне наблюдаются звуки соответственного числа колебаний, мало интенсивные, но все-таки явственно различаемые ухом. Если же сложить два нерва вместе одноименными концами и с ними сделать такой же опыт, то звуки слышатся более громко; они по силе даже мало отличаются от тех, которые дает икроножная мышца лягушки. В тембре их тоже нельзя заметить резких особенностей. Одно, что резко отличает эти — будем называть ради краткости — *нервные тоны* от телефонических мышечных то-

нов, — это то, что они не представляют во время раздражения того быстрого падения в силе, которое сразу замечается на мышцах сообразно с ее быстро наступающим утомлением.

В пользу того, что эти нервные тоны следует рассматривать как таковые, как выражение отрицательных колебаний в нерве и его возбужденного состояния, говорят ближайшие за этим и все дальнейшие опыты.

Эти тоны отсутствуют в телефоне, если делать опыты на мертвом нерве или перевязать свежий нерв мокрой ниткой между местом раздражения и местом отведения. Из таких опытов с перевязкой оказалось, что достаточно уже промежутка в 2—3 мм между парой раздражающих и парой отводящих электродов, чтобы даже при больших силах тока не обнаружилось на телефоне влияние его ветвлений. В этих опытах расстояние между двумя раздражающими электродами было вообще небольшое, 1.5—2 мм.

Униполярные действия индукционного тока дают себя знать даже без принятия особых предосторожностей против них лишь при таких положениях вторичной катушки, которые никогда обыкновенно не употребляются для раздражения, именно, при 8—6 см расстояния от первичной, между тем как нервные тоны слышно при 25 см и, кроме того, при малой частоте раздражения тотчас отличаются ухом от последних по особому резкому, отрывистому, стрекочущему тембру. При большой частоте колебаний индукториума последний признак не может служить с таким успехом, и поэтому в сомнительных случаях практиковалось мною другое, очень простое и очень действительное средство для открытия униполярных явлений. Именно, стоит только прикоснуться рукою к обнаженному пункту одного из приводов тетанизирующего тока, и сейчас же замечается в телефоне или резкое ослабление или усиление униполярных звуков, смотря по тому, произошло ли прикосновение к проводнику, более близкому или к более удаленному от места отведения. Этим способом — усилением с одной, ослаблением с другой стороны — дается

возможность открывать малейшее вмешательство униполярных действий тока в изучаемые явления.

Следовательно, едва ли может быть сомнение в том, чтобы эти тоны можно было рассматривать как чисто физические явления, каковы петли и униполярные действия тока.

Но возражение возможно еще с другой стороны. Известно, что каждый индукционный удар по нерву, как ни мало он продолжителен, рядом с возбуждением развивает и электротонические изменения в нерве. Не фигурируют ли в действительности эти последние в роли тех звуков, которые мы называем нервными тонами? Против этого предположения говорит все детальное знакомство с рассматриваемыми явлениями.

Так, если отвести нервный препарат к телефону и раздражать другой конец его замыканиями и размыканиями сильного постоянного тока (от 3-х Даниэля), то можно слышать, как и следует ожидать по пфлюгеровскому закону сокращения, один короткий звук в телефоне или только при замыкании тока, если последний направлен к месту отведения, или только при размыкании, если он имеет противоположное направление по нерву. Этот опыт нам в первый раз указывает на то, что можно наблюдать телефонически и отдельные отрицательные колебания нервного тока; в данном случае он говорит еще против только что сделанного предположения, так как для электротонических проявлений мы не можем ожидать такой, как здесь, зависимости замыкательных и размыкательных эффектов от направления тока. Напротив, когда дело идет об электротоне, мы могли бы рассчитывать на большее замыкательное действие со стороны анода, чем катода, принимая во внимание бо́льшую интенсивность его на первом, чем на втором.[1]

Далее, к существенным признакам электротона принадлежат два следующие: во-первых, он — явление чисто местное и быстро ослабевает с удалением от поляризующих электродов.

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 159.

Между тем на свежем нерве передвижение отводящих электродов дальше или ближе от места раздражения, пока они не придвинуты совсем близко, не связано с резкими изменениями в силе наблюдаемых тонов. В этом отношении они, следовательно, представляют также общее с признанными отрицательными колебаниями нервного тока.[1] На так или иначе пострадавших нервах (например от подсыхания или очень сильных раздражений) мне приходилось, однако, замечать явления, которые указывали на чувствительное ослабление действующих на телефон электрических колебаний с удалением от места раздражения. Это наблюдение можно толковать в смысле декремента возбуждения при прохождении его по нерву, и оно аналогично с тем, что замечалось другими исследователями на гальванометре.

Во-вторых, в характер электротона входит то, что величина его эффекта все растет с интенсивностью определяющих его токов, никогда не достигая определенного maximum'а. По отношению к нервным тонам наблюдается как раз противное и в согласии с тем, что было найдено нами выше для мышечных тонов, которые в свою очередь, как мы видели, представляют ход явлений, параллельный мышечным сокращениям. С последовательным усилением раздражения сначала тон в телефоне возрастает в силе, потом при некотором положении вторичной катушки он достигает maximum'а, остается постоянным в силе, а затем при еще большем усилении раздражения он заметно теряет в интенсивности, становится не таким чистым и осложняется смутными шумами. При нашем обыкновенном индукционном расположении с вагнеровским прерывателем явления обыкновенно следуют в таком порядке:

Отстояние вторичной спирали (в см)

24—22— первые слабые звуки;
22—15— звуки последовательно все нарастают в силе;

[1] Du Bois-Reymond. Untersuchungen über thierische Elektricität, II, S. 462 u. f.

14—12— звуки максимальной силы;
11— 8— звуки становятся слабее и не столь чисты и ясны;
8— 7— то же; можно открыть рядом униполярные действия прикосновением к дальнему электроду, но так они не слышны;
6—5— то же; униполярные явления слышны уже сами по себе, как примесь к нервным тонам, в виде резких стрекочущих звуков.

Порядок физиологических явлений сходен в известной степени с тем, что по исследованиям И. Мюллера[1] происходит с отрицательными колебаниями, когда раз от разу все усиливается раздражение. Но он наблюдал за первым maximum'ом потом еще второй больший maximum отрицательных колебаний, чего мы в наших опытах заметить не могли, наталкиваясь при сильных индукционных токах на вмешательство униполярных явлений.

Ввиду этих фактов принимать рассматриваемые явления за электротонические становится невозможным. Однако, ради полной убедительности, обычай уже требует рядом с опытами электрического раздражения ставить также опыты химического и механического раздражений.

Трудности опытов с химическим раздражением на мышцах подготовили уже к тому, чтобы не рассчитывать много на удачу таких опытов над нервами. Известно также, что и получение отрицательного колебания нервного тока на гальванометре выходит при химическом раздражении не легко.[2] Мои первые опыты производились с поваренной солью, и все они сопровождались неудачею. Комбинирование для одновременного раздражения нескольких нервов не помогало делу; наложение свежих поперечных разрезов, погружение их вместе в насыщенный раствор NaCl тоже оставалось без результатов. Только при раздражении глицерином одновременно нескольких нервов и только два раза я мог с несомненностью наблюдать явления в телефоне. Последние не имели сходства с тем,

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 152.

[2] Grützner. Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie. Archiv f. d ges. Physiologie, XXV, S. 280.

что наблюдалось на мышце: от нервного препарата слышался довольно высокий шум, напоминающий говор многолюдной толпы или крики «ура!» на парадах, если их слышать вдали.

Гораздо легче идут опыты с механическим раздражением. Последнее производилось тетаномотором Гейденгайна. Чтобы иметь возможность производить одновременно раздражение 2—3 нервов, от него отнималась наковальня с желобком из слоновой кости, и вместо того укреплялась стеклянная пластинка, на которую и помещались рядом 2—3 нерва для раздражения. При этих опытах в телефоне большею частью слышались шорохи и тихие шумы; иногда последние напоминали то, что приходилось слышать и при химическом раздражении. Тоны в соответствии с тетаномотором удавалось слышать очень редко; притом только на короткое время и в крайне слабой форме, которая не может итти ни в какое сравнение с тем, что наблюдается при электрическом раздражении.

Что отрицательные колебания при электрическом раздражении должны отличаться более дружным действием и более интенсивным характером, — это совершенно понятно. Однако нервные тоны в телефоне в иных случаях представляли такую силу, которая возбуждала желание определить ближе ее отношение к силе тех звуков, которые даются перерывами покоящегося нервного тока. Это могло быть сделано при одной и той же частоте колебаний (рис. 1). Вагнеровский молоток индукционного аппарата ставился на большую частоту колебаний; к нему посредством сюргуча, служившего кстати и для изоляции, прикреплялся рычаг (*u*) со штифтом, который погружением в ртутную чашку (*q*), устанавливаемую посредством микрометренного винта, должен был при периодических движениях вагнеровского молоточка замыкать и размыкать покоящийся нервный ток (отведение *a* — *b*). В кругу телефона (*T*) была поставлена полевская виппа без креста; при одном положении виппы можно было слышать тон от перерывов покоящегося тока, при другом отведенный круг не преры-

вался, и раздражение нерва давало в телефоне тон токов действия.

Звуки того и другого происхождения по их тембру и общему характеру резко отличались друг от друга. Однако что касается до силы, то они, повидимому, стояли недалеко друг от друга. Сравнение могло быть, конечно, только приблизительное, тем не менее в иных случаях нервные тоны ясно превосходили по силе тоны покоящегося нервного тока.

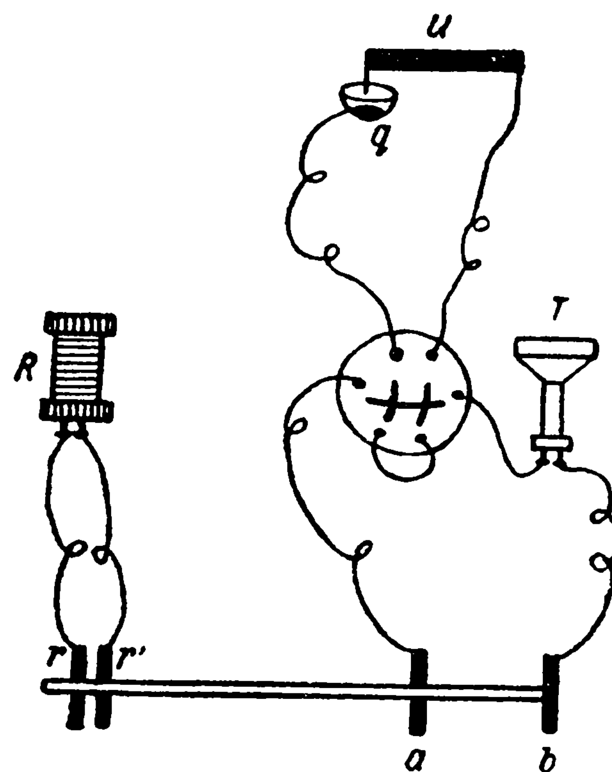


Рис. 1.

Входить в причинный разбор этого последнего явления мы теперь не можем, но оно теряет для нас несколько свой странный характер ввиду того, что ему имеется совершенная аналогия в гальванометрических наблюдениях. Бернштейн убедился очень тщательными опытами, что при более сильных раздражениях величина отдельного отрицательного колебания бывает более, чем величина покоящегося нервного тока, в иных случаях может даже превосходить ее в несколько раз.[1] Бернштейн не дает объяснения этому факту и сначала сам недоверчиво относился к нему. Позднее Германн должен был подтвердить то же самое и тоже оставить без объяснения.[2]

Так как с телефоном мы наблюдаем отдельные токи действия без отношения к покоящемуся току, то здесь нет особых побудительных причин производить отведение в так называемом деятельном расположении, как обыкновенно дело уст-

[1] Bernstein. Untersuchungen..., op. cit., S. 38.

[2] Hermann. Untersuchungen über die Actionsströme des Nerven. Pflüger's Archiv, Bd. XXIV, S. 251.

раивается для гальванометрических опытов над отрицательными колебаниями; можно брать для отведения две точки продольной поверхности, совершенно недеятельные в смысле покоящегося тока. Опыты действительно подтверждают это, и при первых же опытах можно было заметить, что последнее расположение дает не только не худшие эффекты, но часто лучшие, чем продольно-поперечное отведение. Конечно, пока телефон не дает средств к численным, несубъективным определениям интенсивности наблюдаемых явлений и насколько опыт отведения в одном случае в одном расположении, другой раз — в другом связан с перемещением самих точек отведения, с изменением интимности их прикосновения с отводящими электродами,— и можно говорить только вообще о валовых впечатлениях от многих опытов. В большинстве случаев разница замечалась ясно в пользу отведения двух точек продольной поверхности. Это не должно казаться особенно странным, если принять в соображение особенности телефонического наблюдения. Мы изложим, как представляется дело нам, так как до сих пор не только в применении к нашему частному случаю, но и вообще относительно действий получающего телефона, общепринятой и детально разработанной теории не существует.

Когда в спираль получающего телефона вступает ток, то под влиянием его и смотря по его направлению, магнетизм телефонного магнита или усиливается или ослабевает, и соответственно этому усиливается или ослабевает постоянное действие магнита на стоящую перед ним телефонную пластинку,— происходит соответственно звуковое колебание.[1]

Будем называть, ради краткости, эффект, производимый вступлением тока в получающий телефон, *индукцией*. Это и потому допустимо, что мы могли бы направить наш ток

[1] Этот пункт можно считать общепринятым между физиками (см., напр., Müller-Pouillet's Lehrbuch d. Physik, III, 711). Разногласия существуют относительно дальнейших деталей теории.

в первичную спираль и заставить его действовать на телефон через вторичную; конечный звуковой результат был бы тот же.[1]

Телефон издает звук и при замыкании и при размыкании тока, или, говоря вообще, и при положительных и при отрицательных его колебаниях; индукционные токи должны иметь в двух этих случаях обратные знаки.

Рассмотрим, что должно происходить в телефоне, когда отдельное отрицательное колебание в виде волны возбужде-

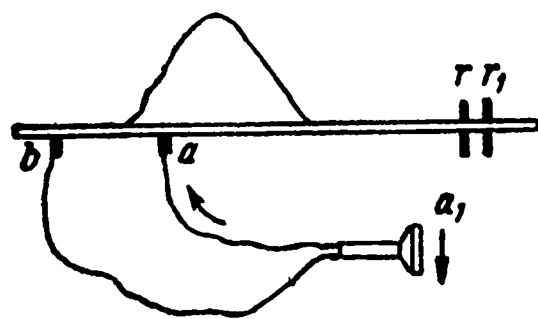


Рис. 2.

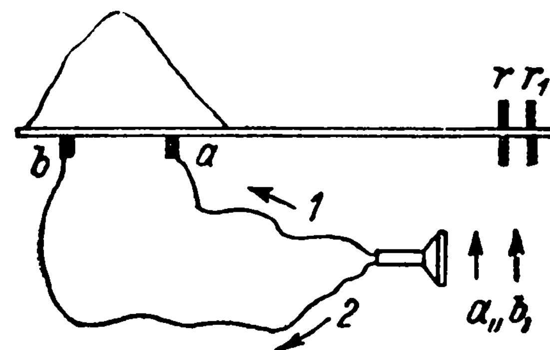


Рис. 3.

ния (по Бернштейну) проходит через две точки *a* и *b,* отведенные к телефону. Пусть для первого случая эти две точки лежат на расстоянии около 1 см, т. е. на расстоянии, меньшем длины волны (18—20 мм) и большем полуволны (или, по крайней мере, ее крутой быстро восходящей части), и сравним два момента, один (рис. 2), когда на точку *a* действует восходящая часть волны, а другой момент (рис. 3), когда волна возбуждения передвинулась на полволны, в точке *b* теперь развивается электродвигательное изменение, а в точке *a* оно падает.

Пока точка *a* будет переживать раздражение, на телефон будет действовать все время ток направления, означенного стрелкой с *1* (первая фаза на гальванометре); индукционные же токи, вызванные в телефоне действием в точке *a* восходящей части (рис. 2) и последующим затем действием нисхо-

[1] Grant. On induction in Telephonic Circuits. Philosoph. magasine, vol. IX, 5 ser., p. 352.

дящей части (рис. 3), должны быть с обратными знаками, что и представлено перед телефоном тонкими стрелками с $a_{\rm I}$ и $a_{\rm II}$.

Но, между тем как в точке a падает электродвигательное изменение, в точке b, по условию, оно развивается и дает со своей стороны начало току другого, обратного с первым направления через телефон (стрелка с 2, вторая фаза на гальванометре), и это связано в свою очередь с индукцией в телефоне тока в направлении тонкой стрелки $b_{\rm I}$. Легко видеть, что одновременные индукционные токи от падения волны в a и от поднятия в b должны совпадать по направлению и, следовательно, должны произвести бо̀льший звуковой эффект. Затем в следующий момент, если в a будет развиваться новая волна возбуждения, а в точке b первая между тем будет ослабевать, их индукционные эффекты должны снова слагаться.

Таким образом, в телефоне должны получаться *тоны той же высоты, но бо̀льшей силы,* чем при продольно-поперечном отведении.

Конечно, только ради наглядности мы представляли себе дело таким образом, что одновременные и противоположные фазовые токи существуют отдельно сами по себе в телефонной цепи и вызывают соответственные им особые изменения в магнетизме телефонного магнита. На самом деле, понятно, этого нет, как нет в первичной спирали особого замыкательного экстра-тока, противоположного главному. Мы должны в действительности представлять себе, что когда ток 1, обязанный электродвигательному изменению точки a, ослабевает и в то же время под влиянием электрических изменений точки b развивается ток 2, обратного с 1 направления, то результатом этого является в каждый данный момент более быстрое падение тока в телефонной цепи, чем это происходило бы в том случае, если бы ток 1 исчезал без развития другого, ему обратного. Так как при данной силе тока он действует на телефон тем сильнее, чем быстрее нарастает или

падает, то, очевидно, с таким условием связан более интенсивный звуковой эффект, чем тот, который получился бы от падения тока 1 или усиления тока 2 в одиночку.

Если теперь возьмем другой случай (рис. 4), когда точки отведения *a* и *b* лежат друг от друга на расстоянии меньшем, так что они обе могут падать одновременно или на восходящую или на нисходящую часть волны, то, очевидно, их действия на телефон должны вычитаться. Действительно, когда в опытах расстояние между точками отведения было небольшое, менее 5 мм, то нервные тоны слышались очень слабо.

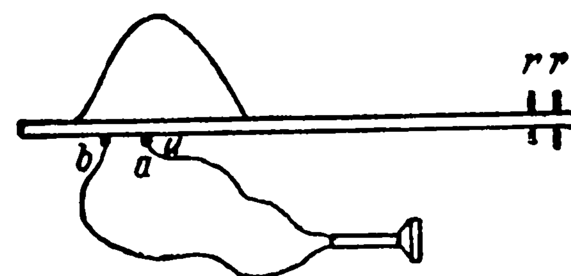


Рис. 4.

Если бы две точки отведения отстояли одна от другой как раз на длину волны возбуждения и если бы была настолько правильна последовательность волн, что когда первая волна только что дошла до дальнейшей точки отведения, как на ближайшую к месту раздражения одновременно начинает действовать новое возбуждение, то такой случай должен был бы дать нуль в телефоне, между тем как всякое приближение или удаление одной точки отведения по отношению другой сопровождалось бы появлением звука в телефоне. Если это так, то этим способом можно было бы определять длину волны возбуждения непосредственно, тогда как теперь оно дается только вычислением через деление скорости распространения возбуждения по нерву на продолжительность одного отрицательного колебания. Насколько последнее определение связано с неточностью, так как нисходящая часть волны падает в конце очень медленно, а следовательно, с трудом может быть прослежена на гальванометре, и насколько оба фактора, служащие для вычисления, представляют неизвестную пока изменчивость в зависимости от силы раздражения и других физиологических условий, настолько существующие определения связаны с не-

точностью. В самом деле, тогда как по Бернштейну,[1] продолжительность одного колебания равна $^1/_{1600}$ сек., по Германну[2] — она около $^1/_{190}$ сек., и возможно, что такая разница происходит не только от неточности наблюдения, но также от разницы в физиологических условиях опыта. Есть много оснований предполагать также значительное колебание в скорости распространения возбуждения по нерву, между тем как точные определения существуют пока только для максимальных раздражений и в зависимости от температуры.

Поставить опыты с целью указанного возможного определения я пока не имел времени. Были сделаны опыты с другими целями и при других условиях, и они подтверждают положение, что, когда на 2 точки, отведенные к телефону, действуют одинаковые моменты волны возбуждения, то телефонный эффект равен или приближается к нулю.

Если на отводящих электродах положить 2 одинаковых нервных препарата (каждый обыкновенно состоял из двух nn. ischiadici) навстречу друг другу (рис. 5) и затем другими концами их сложить вместе на раздражающих электродах (rr_1), то звуковое явление в телефоне или нуль или же крайне слабое, если оба препарата неравной силы. Что причина не лежит целиком в том, что отведенные участки образуют сами собою замкнутый круг aba_1b_1, доказывается следующим: если снять один из препаратов с раздражающих электродов, оставляя условия отведения те же, то в ветви телефона все-таки обнаруживается эффект раздражения одного нерва. Эффект теперь наблюдается, если даже значительно удалить вторичную спираль. Последнее не мешало испробовать ввиду того, что по снятии другого нерва с раздражающих электродов вся сила тока должна действовать на один нервный препарат и увеличение густоты тока могло быть не компенсировано достаточно увеличением сопротивления в цепи.

[1] Bernstein. Untersuchungen..., op. cit., S. 25.

[2] Hermann. Untersuchungen uber die Actionsströme des Nerven, II. Pflüger's Archiv, Bd. XXIV, S. 254.

Если отводить 2 нервных препарата, как на рис. 6, то представляется возможность комбинировать отведение на четыре способа, погружая те или другие из трех проволок, идущих от отводящих электродов в 2 чашки со ртутью (q и q_1), в которые с другой стороны погружаются постоянно приводы телефона.

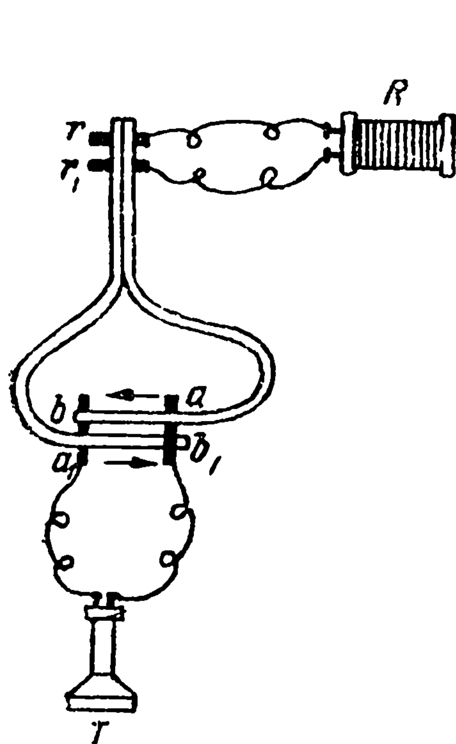


Рис. 5.

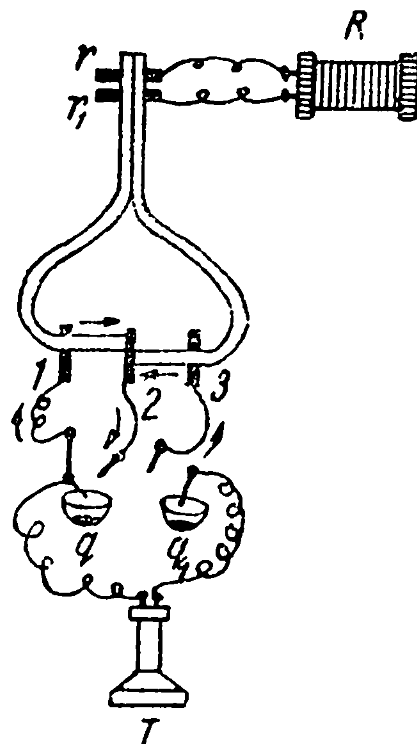


Рис. 6.

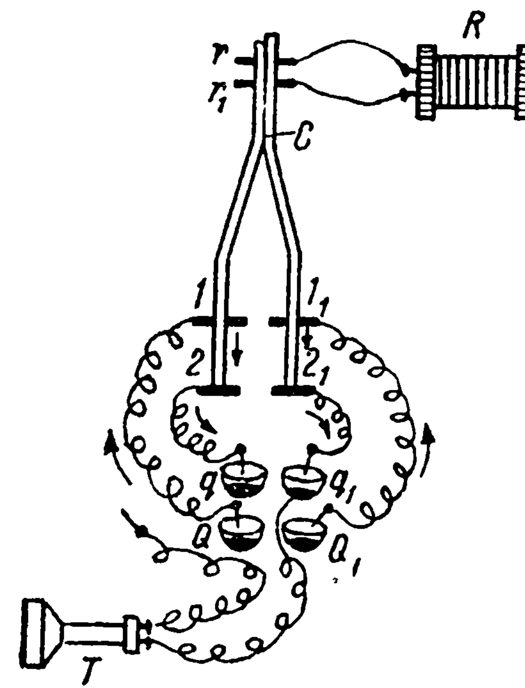


Рис. 7.

Отводятся электроды: 1) 1 и 2, 2) 3 и 2, 3) 1 и 3, 4) 2 и 1 + 3.

Комбинации 1-я и 2-я позволяют отводить отдельно оба нервных препарата и сравнивать по силе их действия при одних и тех же условиях раздражения (одновременно).

Комбинация 3-я демонстрирует взаимное уничтожение действий двух препаратов на телефон. Здесь нет, как в предыдущей форме отведения, внутреннего замыкания в отведенных участках, но отрицательные колебания каждого препарата должны проходить и отведенный участок другого препарата. Что этим не создано подавляющее сопротивление для отрицательных колебаний, это доказывается тем, что удаление одного препарата с раздражающих электродов ведет к появлению звуков в телефоне, даже если бы при этом вторичная катушка была значительно отодвинута от первичной.

Комбинация 4-я соответствует параллельному отведению обоих препаратов к телефону: звук слышен в очень интенсивной форме.

Наконец, было испробовано отведение к телефону, как на рис. 7. Здесь каждый из двух препаратов отводится посредством двух особых электродов, и эти электроды идут к отдельным ртутным чашкам (q, q_1, Q и Q_1); через погружение концов телефона в ту или другую из четырех чашек и потом через такое или иное соединение последних между собою металлическими дугами дается возможность к следующим комбинациям.

	Отводятся к телефону точки	Соединены металлической дугой точки
1)	1_1 и 1	
2)	1 и 2	
3)	1_1 и 2_1	
4)	1 и 1_1	$2+2_1$
5)	2 и 2_1	$1+1_1$
6)	1 и 2_1	1_1+2
7)	1_1 и 2	. $1+2_1$
8)	$1+1_1$ и $2+2_1$	$1+1_1$, $2+2_1$

При 1-й отрицательные колебания не наблюдаются: для них круг отведения замкнут с другой стороны только нервными стволами ($1C1_1$) и представляет громадное сопротивление; но это отведение выгодно каждый раз прежде всего испробовать, чтобы удостовериться, не действуют ли петли раздражающего тока прямо на телефон, так как при этом отведении (или при отведении точек 2 и 2_1) они всего легче могут быть слышны в телефоне. Если они слышны, то при комбинации 5-й они совершенно не попадают в телефон в силу того, что перед телефоном находится хорошее побочное замыкание — дуга $1+1_1$. Вынимание этой дуги снова ведет к их появлению, если для них даны условия. Посредством этих двух приемов можно, таким образом, узнать каждый раз совершенно точно, попадают ли петли раздражающего тока в исследуемые нами части или нет. Такие пробы показали, что, когда два препарата прилегают друг к другу перед раз-

дражающими электродами и лежат на них вместе или параллельно или перекрещиваясь, то петли тока на телефон совершенно не действуют, но стоит только положить препараты на электроды rr_1 отдельно, с промежутком между ними, и петли тока слышны отчетливо даже при таких силах раздражения, которые еще не производят в телефоне физиологических явлений.

Комбинации 2-я и 3-я дают наблюдать нервные тоны от того и другого препарата отдельно при одновременном раздражении обоих; таким образом, препараты можно сравнивать между собою по силе; 8-я дает наблюдать те же явления в усиленной степени, потому что теперь оба препарата действуют вместе и в одинаковом направлении на телефон, как будто они лежали на одних и тех же отводящих электродах; 4-я и 5-я, напротив, представляют явления вычитания в действиях обоих на телефон. Удаление одного из препаратов с раздражающих электродов обнаруживает телефоническое действие другого.

При 6-й и 7-й токи действия обоих препаратов совпадают по направлению в телефонной цепи, но для каждого нерва введено в цепь сопротивление отведенного участка другого нерва; звуковое явление слабее заметно, чем при 8-й.

Таким образом, из всех этих опытов выходит, что, когда симметричные точки первого и второго препарата падают одновременно на один и тот же телефонный привод, эффекты их слагаются, когда на разные, то вычитаются. К этому надо добавить, что результаты оказывались одни и те же, производилось ли отведение их обоих при продольно-поперечном расположении, или от точек продольной поверхности.

Ввиду этих результатов, которых и следовало ожидать, снова возникает вопрос о том, почему при отведении к телефону рук, по способу Дюбуа, одновременное их сокращение дает более сильное звуковое явление в телефоне, а не более слабое.

Для расследования этого пункта, в соответствие только

что изложенным опытам над нервами, производилось отведение от обоих рук, по Германну (рис. 8). И здесь также можно было пробовать разные комбинации 4 отводящих электродов.

	Отводятся к телефону точки (окружности)	Соединены металлической дугой точки
1)	1 и 2	
2)	1_1 и 2_1	
3)	1 и 1_1	
4)	2 и 2_1	
5)	1 и 1_1	$2+2_1$
6)	2 и 2_1	$1+1_1$
7)	$1+1_1$ и $2+2_1$	$1+1_1$, $2+2_1$

При 1-й и 2-й слышны естественные тоны отдельно от каждой руки; чтобы наблюдать тоны при 3-й, 4-й, 5-й и 6-й комбинациях, здесь нет необходимости в металлической дуге, потому что с другой стороны цепь телефона замыкается телом исследуемого; при 3-й и 4-й можно ясно удостовериться, что сокращение одновременное обеих рук дает звук большей силы, чем сокращение которой-либо одной из них при тех же условиях отведения.

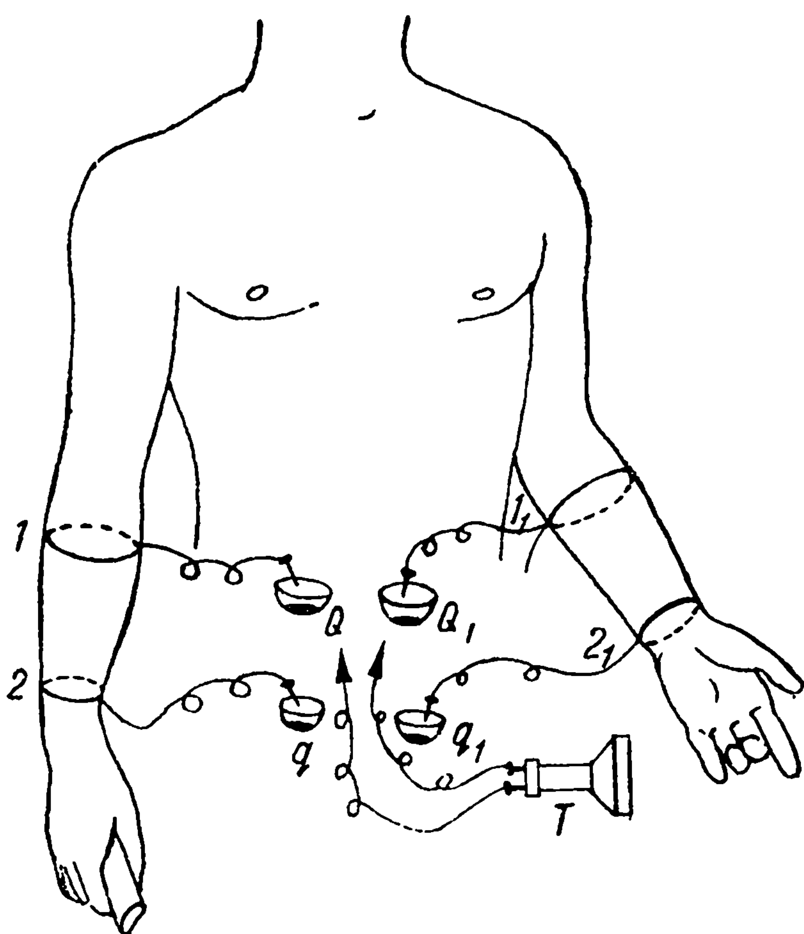


Рис. 8.

В 5-м и 6-м случаях присутствие металлической дуги не оказывает резко заметного влияния на силу звука.

В 7-м сокращение обеих рук дает также лучший эффект, чем сокращение одной; не заметно особых выгод сравнительно с 3-м и 4-м случаями.

Такие же по общему смыслу опыты были повторены на лягушке. Отводились к 4 ртутным чашкам gastrocnemii обеих лапок; с каждой стороны один электрод отводил от мышцы на

границе между верхней ее третью и двумя нижними третями, другой от сухожилия. Брались gastrocnemii только потому, чтобы иметь длинные концы n. n. ischiadici для одновременного раздражения их обоих. Затем в одном ряду опытов между обеими исследуемыми мышцами оставались, как замыкающая дуга, верхние части задних конечностей с куском позвоночника; в другом же ряду опытов обе лапки были разъединены, т. е. тогда опыты были поставлены в такие же условия, как и опыт над нервами (рис. 7).

Результаты этих опытов были те же, что получены на человеке, т. е. одновременное сокращение обеих симметричных мышц дает в телефоне звук большей силы, чем сокращение одной, но этот звук все-таки *заметно слабее,* чем в том случае, когда мы оба препарата отводим параллельно к телефону (т. е. когда симметричные части обеих мышц соединены с одним приводом телефона, а сухожильные — с другим).

Откуда происходит эта разница в явлениях на мышцах сравнительно с явлениями на нервах и откуда происходит эта особенность мышечных явлений, сказать определенно мы теперь не в состоянии. Можно обратить внимание на то, что в постановке всех опытов над мышцами есть одно немаловажное отличие от одинаковых, повидимому, опытов над нервами. Когда мы отводим мышцу к телефону, мы берем всегда участки мышцы гораздо большие, чем длина одной волны возбуждения. Последняя, как известно, на мышце гораздо короче, по Бернштейну — между 5—14 мм. В опытах на нерве одновременное отведение двух нервных препаратов происходит в пределах одной волны, участки могут быть отведены совершенно симметрично и одинаковой длины. Очевидно, на мышце дается более случаев к усложнению наблюдаемых явлений. Стоит в обеих соответственных точках отведения образоваться разности в ходе волны возбуждения на полволны, и достаточно, чтобы при одновременном их отведении получился эффект не более слабый, чем от одной мышцы, а напротив, более сильный, как и при отведении от двух продоль-

ных точек одного и того же нерва, отстоящих не менее, как на полволны. Притом выражение «полволны» надо понимать не в буквальном значении, а иметь в виду первую, крутую, восходящую ее часть, которая и по времени и пространству представляет меньше, чем половину целой волны. Затем не следует упускать из виду еще одно обстоятельство: при одновременном сокращении симметричных мышц во всем отведенном круге существует меньшее сопротивление, чем при сокращении на одной стороне, и это потому, что тетанус мышцы сопровождается некоторым уменьшением представляемого ею сопротивления.[1] Как ни мало важным казалось бы последнее обстоятельство, однако не следует и его опускать из счета.

Когда будут исполнены такие же опыты на мышцах более правильных, чем m. gastrocnemius, притом вытянутых и отведенных каждая на участках меньше длины целой волны, тогда можно будет определеннее составить себе понятие, откуда берется особенность явлений, наблюдаемых при одновременном сокращении двух рук.[2]

Из множества вопросов по физиологии нерва, которые представляются телефону как новому методическому орудию, конечно, не все могли быть пока затронуты, и затронутые не все могли быть законченно исследованы, так как это требует и громадного времени и некоторых новых экспериментальных приспособлений. В самом деле, чтобы видеть, как велика область явлений, открываемая на этом пути для исследования,

---

[1] Du Bois-Reymond. Untersuchungen..., II, S. 82.

[2] Наконец, этот случай напоминает нам, что и сам телефон представляет иногда до известной степени загадочные явления, которые могут быть не без отношения к нашему случаю. Так, напр., посредством нескольких телефонных расположений, связанных одною общею проволокою, можно было передавать одновременно и без смещения несколько отдельных разговоров (опыты Грея и Мэша).*

* Du Moncel, Le Téléphone. 4-me éd., p. 246.

достаточно обратить внимание на следующее. Во-первых, становится действительно возможным исследовать периодику самого нерва — область совершенно до сих пор не затронутую — и при очень разнообразных условиях комбинирования раздражения, что на мышце не всегда доступно; во-вторых открываются средства наблюдать отдельные отрицательные колебания нервного тока — явления, до сих пор недоступные для исследования без дифференциального реотома. Как много в этом отношении дается телефоном, можно заключить из того, что весь пфлюгеровский закон сокращений может быть теперь наблюдаем вместо мышечного препарата посредством отрицательных колебаний нервного тока. Выше мы приводили в виде особого доказательства только случай с сильными токами, но теперь нужно добавить, что также наблюдаются в телефоне явления и слабых и средних токов, и размыкательные ритеровские действия (очень тихий шум, высота его не определена), и вольтовские альтернативы.

С первого взгляда могло бы казаться, что от замены мышечного вздрагивания звуковым толчком в телефоне нет на деле никакой выгоды. Но это далеко не так. Не говорим уже о том, что получить для величественного пфлюгеровского закона выражение, не зависимое от мышечных показаний, непосредственно на самом нерве, представляет само по себе цену, как особый случай удовлетворения научной потребности в полноте и разнообразии доказательств, хотя бы этот способ наблюдения не получил никакого дальнейшего приложения. Однако возможно и последнее. Устраняется мышца как показатель действий нерва, устраняются вместе с тем из счета вопросы о дроблении нервного ствола в мышце, о переходе нервного возбуждения с первого на последнюю, и становятся возможными совершенно новые комбинации раздражения и наблюдения его эффектов и изменений под влиянием поляризации и пр., что мы и намерены показать и развить последующими опытами. В этом случае у нас начало и конец действия, раздражение и его эффект наблюдаются на одном и том же

однородном аппарате. Но, помимо этих новых перспектив для исследования, с помощью телефона решаются легко и некоторые другие, повидимому, сторонние вопросы. Так из недавней статьи Германна [1] можно видеть, как по настоящее время спорен и трудно решается вопрос о том, не идет ли вдоль по нерву из положительного полюса особая электрическая волна торможения в параллель тому, как из отрицательного берет начало волна возбуждения. Вышеприведенное телефоническое наблюдение над действием сильного тока на нерв теперь уже отвечает в известной степени на этот вопрос непосредственно; можно с отводящими электродами придвинуться очень близко к аноду (на 1 см), и все-таки при замыкании сильного тока от него не наблюдается никаких эффектов, между тем как размыкание его производит очень ясный звук в телефоне.

Обширная новая область для исследования, кроме того, представляется еще при особенно выгодных условиях в том отношении, что, комбинируя одновременно такое или иное число нервных стволов, мы имеем возможность в известной степени произвольно усиливать исследуемые телефонические явления (что неприменимо в опытах над мышцами), и в то же время самый препарат не представляет невыгодных условий мышечного, передвигающегося на отводящих электродах и изменяющего свою форму при раздражении.

Ввиду представлявшегося, таким образом, большого материала для исследований, нам приходилось на первых порах ограничиться установлением наиболее простых наблюдений, которые скорее всего встречались на пути таких исследований и одного специального вопроса, который возник из таких опытов над нервами и потребовал по отношению к себе особенного внимания.

Если раздражать нерв редкими сравнительно (15—30 в 1 сек.) и *не сильными* индукционными ударами, то в первое время раздражения телефон представляет иногда не-

---

[1] Hermann, Archiv f. d. ges. Physiologie, XXXI, S. 109—118, 1883.

которое постепенное усиление нервного тона — факт, совершенно аналогичный с тем, что замечено нами и на мышце и чему объяснение надо искать в постепенном повышении раздражительности нерва под действием предыдущих submaximal'ьных раздражений (Гельмгольц, Вундт, Сьюолл, Крис и др.).

Если мы от этого наблюдения над усилением отрицательных колебаний при начале раздражения перейдем к вопросу о последующем их ослаблении под действием продолжительного раздражения, что так скоро замечается на мышце и связано с ее утомлением, то нерв в этом отношении представляет резкую особенность: при обыкновенных условиях наблюдения нельзя заметить никакого ослабления в его действиях,— особенность, достойную сделаться предметом детального исследования. Так как последнее нами в известной степени уже выполнено и должно быть изложено довольно подробно, то, чтобы теперь этим частным вопросом не нарушать порядка общего изложения, мы откладываем этот вопрос к концу настоящей главы.

Как влияет *сила раздражения* на явления отрицательных колебаний в телефоне, это отчасти уже излагалось нами и служило доказательством неэлектротонической натуры нервных тонов. Они, как мы видели, с усилением раздражения сначала усиливаются, затем достигают максимальной силы, далее положительно теряют в своей интенсивности. К этой последней ступени явлений надо добавить, что при таких больших силах индукционных токов параллельно с тем, как нервный тон, соответствующий индукционному аппарату, ослабевает, к нему примешиваются шумы более или менее неправильного и смутного характера. И вообще, чем сильнее и чем продолжительнее действует такое энергичное раздражение, тем тон полнее и скорее заменяется шумом. Последний факт имеет известные аналогии в мышечных явлениях: там тоже, чем сильнее раздражение, тем скорее оно сопровождается исчезанием тона и появлением вместо него шума.

Таким образом, в этой стадии общие аналогии между нервом и мышцей замечаются, но тем не менее существуют громадные количественные различия.

Мы видели, что индукционный аппарат с прерывателем в 250 колебаний вызывает обыкновенно на лягушечьей мышце при всяких силах раздражения известный мышечный шум. Если сличить это с тем, что мы встречаем при том же раздражителе на нерве, то разница замечается сразу. Именно на нерве обыкновенно наблюдается при этом такой порядок явлений.

Отстояние вторичной катушки (в см)

1) 21—24. Некоторый шорох или же правильный шум, сходный часто вполне с типическим шумом естественно сокращающейся мышцы.
2) 17—19. Тон, соответственный прерывателю, осложненный явлениями, означенными под (1).
3) 13—15. Тот же тон, но чище и сильнее.
4) 9—11. Тот же тон, но слабее и сопровождаемый более или менее неправильными и смутными шумами.
5) 6— 8. Те же явления, что под (4). Присоединение к ним слабых звуков униполярного происхождения.

Что первая ступень явлений зависит существенно от свойства физиологического препарата, а не от нашего уха или прерывателя, это доказывается тем, что если бы мы соединили телефон прямо со вторичною спиралью и слушали бы отсюда тон, который часто тоже осложнен шумами, вследствие неправильности и нечистоты действий прерывателя, то мы могли бы убедиться, что, во-первых, шумы не имеют в этом последнем случае той ровности и плавности, которые замечаются у нас под (1), и, во-вторых, что при отодвигании вторичной катушки все дальше и дальше исчезают для нашего уха сначала шумы и всего позже музыкальный тон индукториума. Это так и должно быть на основании исследований Галилео Феррарис (стр. 3).

Вторая и третья градации убедительно говорят, что нерв далеко оставляет за собой мышцу по способности вибрировать

изаритметически на большую частоту раздражения. Что касается мышц лягушки, то здесь и камертон в 100 колебаний дает, как мы видели, только мимолетные тоны, и то не всегда, между тем как нерв при 250 колебаниях и данной силе раздражения все время издает тон, соответствующий прерывателю.

Отсюда становится очевидным: *когда дело идет о значительной частоте раздражения, то судить о периодике нерва по периодике мышцы нет никакой возможности*. В нашем случае каждый раз, как мы тетанизируем нерв умеренными токами от индукториума с 250 колебаниями, нерв вибрирует в соответствии с этим числом, а мышца издает известный низкий тон. Это факт, не подлежащий никакому сомнению.

Насколько естественное сокращение по его звуковому характеру в нашем ухе и по показаниям соколеблющихся пластинок должно быть подведено под тип мышечного сокращения, определяемого большим числом импульсов, но выливающихся в некоторую новую своеобразную периодику, настолько по этой последней наблюдаемой форме невозможно судить о нормальной периодике не только нервных центров, но даже нервных стволов. Мы можем добавить теперь последнее, чего не могли сделать в предыдущей главе, пока не были в состоянии изучать отдельно явления в мышцах и нервах, и речь могла быть только о некоторых общих условиях на периферии для самостоятельной периодики. Что касается опытов искусственного раздражения, то те искомые условия теперь могут быть прямо предъявлены мышце.

Наблюдать в телефоне отрицательные колебания нервного тока от нормальных, естественных возбуждений мне не удавалось. Конечно, их действия на телефон могут быть только чрезвычайно слабыми, что можно было предполагать заранее по трудности опытов с химическим и механическим раздражениями нервов. Однако при некоторых новых условиях я не теряю надежды усилить эти нормальные явления и сделать их доступными уху.

Пока я не имел возможности произвести опытов и с действием частоты раздражений, большей той, какая дается камертоном в 250 колебаний. Насколько можно заключить по тому, что наблюдается с этим последним и что известно о продолжительности одного отрицательного колебания на нерве и пр.,[1] эта граница лежит для нерва далеко, далеко выше.

Затем представляется еще другой интересный вопрос в отношении способности нерва вибрировать на раздражение, а именно: насколько широка в нем эта способность? Если, напр., нерв отвести к телефону (рис. 9) и затем в одном удаленном пункте rr_1 раздражать умеренными индукционными токами одной частоты, а на другом, ближе лежащем к месту отведения, пункте $\varepsilon\varepsilon_1$ раздражать токами другого числа колебаний, то можно ли слышать одновременно в телефоне два нервных тона, соответственно тому и другому раздражению? Если бы это было так, то это значило бы, что отрицательные колебания от rr_1 должны пройти через место раздражения $\varepsilon\varepsilon_1$ и итти дальше по нерву одновременно и рядом с отрицательными колебаниями от индукториума R_1, не смешиваясь и не теряя натуры своих вибраций. Нерв в этом случае напоминал бы или воздушную среду, частицы которой могут описывать некоторые сложные движения и передавать нашему уху при посредстве его анализирующей способности одни периодические колебания рядом с другими, или же телеграфную проволоку, которая способна передавать зараз несколько депеш, или, наконец, самый телефон, через который можно слышать одновременно 3—5 разговоров, если направлять внимание, то на один из них, то на другой.[2]

Опыты были сделаны при взаимном расстоянии двух пар раздражающих электродов в 5—7 мм и пары отводящих электродов в 15—20 мм от ближайшего к ним раздражающего электрода. Вышеприведенные опыты с перевязкою нерва по-

---

[1] Bernstein. Untersuchungen..., op. cit., S. 126.

[2] Du Moncel. Le Téléphone, 4-me éd., p. 246.

казали, что действие петлей даже довольно сильного индукционного тока не сказывается на телефоне за расстоянием в 2—3 мм от раздражающих электродов. В этих опытах промежуток между rr_1 и ss_1 был, как сказано, не менее 5—7 мм; следовательно, ветвлений тока с одних раздражающих электродов и обратно предполагать не было оснований. Но следует допустить униполярное воздействие одного места раздражения на другое, и в дальнейшем изложении будут приведены опыты в смысле этого: тогда будет видно, воздействие это именно такого рода, что оно не распространяется на участок нерва за местами приложения двух пар электродов и, следовательно, на отведенный к телефону участок. Действительно, известные пробы на присутствие униполярных явлений свидетельствовали только об их отсутствии в телефоне.

Таким образом, вследствие вмешательства в дело униполярных разрядов, опыт представляется в следующем виде: каждый из двух раздражаемых участков раздражается токами своей индукционной спирали, но вместе с тем каждому из них сообщается некоторое сравнительно слабое раздражение от униполярных действий другой катушки; стало быть, отрицательные колебания от rr_1 могут приходить в ss_1 осложненными уже отчасти периодикой индукториума R_1, и отрицательные колебания в участке ss_1 возникают в свою очередь осложненными в слабой степени периодикой источника раздражения R. Следовательно, в выполнении дело ставится не совсем так, как проектировалось выше.

В этих опытах служили как прерыватели в первичной цепи раздражающего тока с одной стороны — вагнеровский молоток, с другой — камертон в 100 колебаний; место действия их менялось, т. е. ближе к телефону действовал один раз — один прерыватель, другой раз — другой. Опыт обыкновенно начинался тем, что сначала открывался или ключ S или ключ S_1, и наблюдалось отдельно действие того и другого раздражителя на препарат, и отыскивались силы раздражения каждого из них небольшие, но достаточные для произведения

нервных тонов; затем уже открывались одновременно оба ключа. Оказывалось вообще, что в *телефоне можно слышать рядом 2 звука соответственно двум прерывателям;* яснее выделялся из них то один, то другой. Но к этим двум звукам присоединялось, повидимому, еще нечто, что можно было бы рассматривать как результат комбинации этих двух звуков.

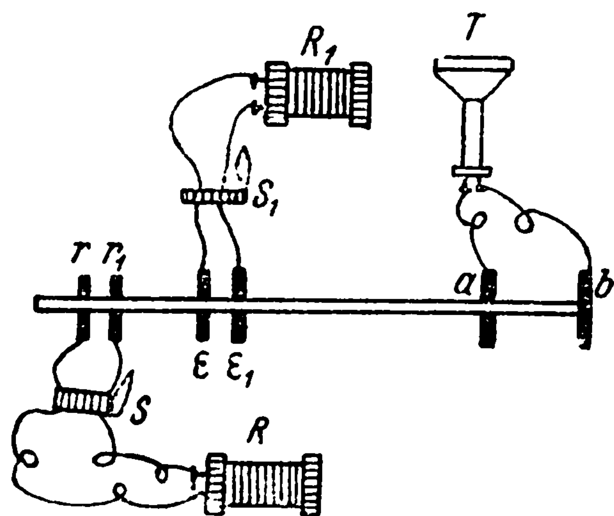


Рис. 9.

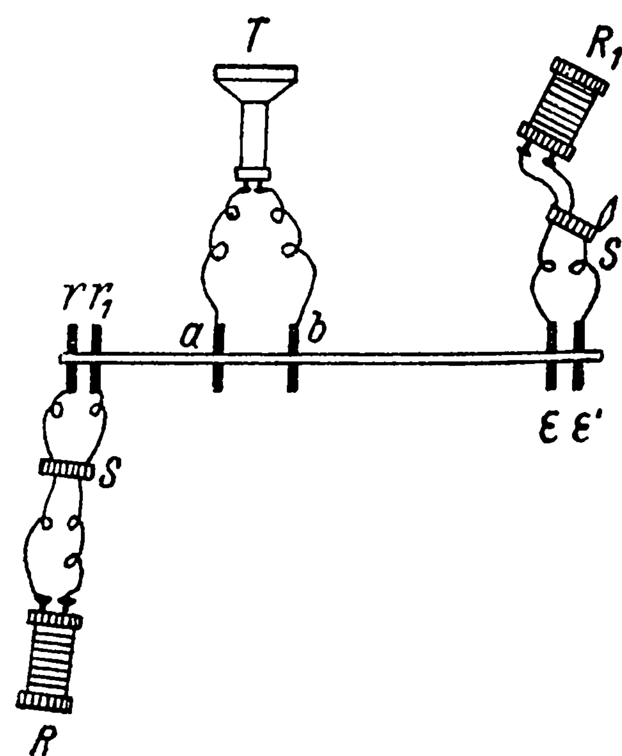


Рис. 10.

Следует добавить к этому, что, для того чтобы наблюдать рядом ясно 2 звука, приходилось обыкновенно брать для дальнего раздражения rr_1 токи несколько большей силы, и нервный тон от него имел несколько бо́льшую интенсивность, чем другой тон, если их сравнивать по силе, наблюдая в одиночку.

Последний опыт казалось возможным поставить в таком видоизменении (рис. 10): электроды rr_1 и $\varepsilon\varepsilon_1$ от двух неизохронных индукториумов приложить на двух противоположных концах нерва, а слушать через телефон (T) от разных участков нерва в промежутке между ними то, что дает одновременное движение по нерву встречных отрицательных колебаний.

Вот на пути этих опытов встали непреодолимым препятствием униполярные явления. Оказалось, что когда индукционные токи одной вторичной катушки, например *R*, действуют на нерв в rr_1, то сообщение другого конца нерва $\varepsilon\varepsilon_1$ с другой катушкой R_1 (действующей или недействующей — все равно) оказывает такое влияние, как будто бы этот другой конец нерва был соединен с землею, т. е. усиливает в значительной степени униполярные разряды в этом направлении, а следовательно, и через телефон. То же самое влияние в свою очередь оказывает индукториум *R* на раздражающие токи, действующие на другом конце нерва в $\varepsilon\varepsilon_1$. Очевидно, способ, практикуемый для предохранения физиологического препарата от униполярных действий — отведение ближайшего к нему электрода к земле,— в данном случае делу не поможет, так как такое соединение, например, электрода r_1 с землею, предохраняло бы наблюдаемую часть нерва с этой стороны, но зато усиливало бы униполярные разряды от индукториума R_1 в направлении того же соединения с землей. Если же соединить одновременно с землей и ε то в этом случае для индукционных токов обеих пар раздражающих электродов образовалась бы общая побочная ветвь (r_1 + телефон + ε + земля + + r_1), в которую входила бы, как часть, исследуемая нами длина нерва. При таком положении дела легко может притти мысль, что затруднение можно устранить на том же самом пути, на котором оно возникло. Если присутствие спирали как кондуктора большой поверхности на другом конце нерва направляет к ней униполярные разряды от индукционных токов, действующих на первом конце нерва, то не поможет ли нашему затруднению такой прием: пусть остается все расположение, как на рис. 10, но мы соединим с одной стороны электрод r_1, с другой — ε с двумя новыми отдельными и изолированными от земли спиралями, или устроим дело так, что один из них, например ε, будет соединен с землей, а другой — r_1 — с такой изолированной от земли спиралью? Но опыт показал, как можно и предвидеть, что отводник для униполяр-

ных действий при r_1 влияет в таком же смысле на электрод ε, и обратно.

Таким образом, вмешательство униполярных явлений препятствовало до сих пор неодолимым образом выполнению опыта в этой форме. Оно, очевидно, должно было играть роль и в первой постановке (рис. 9) в смысле слабого раздражения и было оговорено нами вперед: но там оно не давало себя знать в отводимой части нерва.

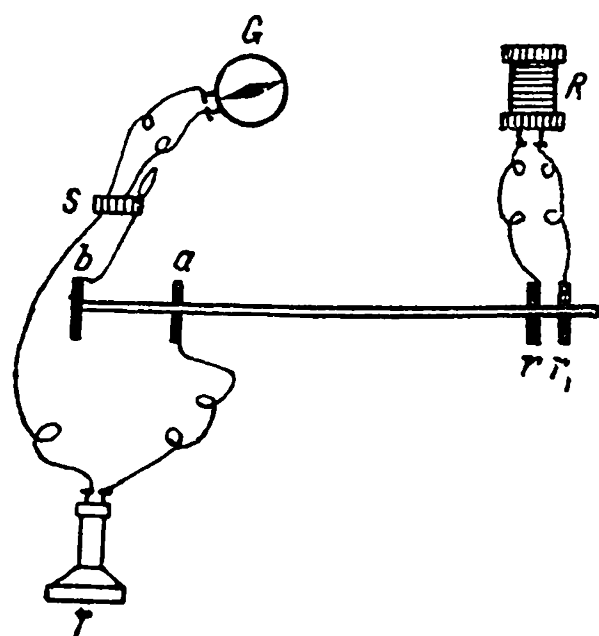


Рис. 11.

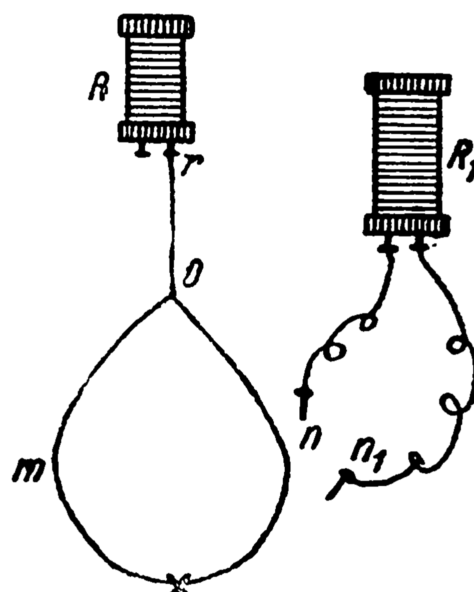


Рис. 12.

Здесь может найти место еще одно наблюдение, которое с первого взгляда представляется только курьезным, но которое имеет практическое значение и касается вмешательства тех же самых явлений. При некоторых опытах мне приходилось один и тот же препарат (рис. 11) отводить одновременно к телефону и к гальванометру (*G*). При закрытом ключе (*S*) препарат отводился только к телефону. На другом конце препарат раздражался через электроды (rr_1).

При таких опытах встретился факт следующего рода. Если раздражать препарат несколько сильными токами и держать ключ к гальванометру закрытым, то звук в телефоне или совсем не наблюдается, или он чуть заметен; но стоит открыть ключ и ввести в круг отведения еще и гальванометр, как в телефоне сейчас же становятся слышны громкие звуки.

Это было первое наблюдение, которое обратило мое внимание на то значение, какое имеет связь препарата с другими спиралями, кроме раздражающей, для произведения униполярных разрядов. Подробное расследование этого случая дало следующие факты.

1) Если один электрод вторичной спирали изолирован, а другой (*r*) (рис. 12) отходит от спирали, делится на 2 ветви *om* и *on*, которые потом опять соединяются между собою и образуют таким образом замкнутое кольцо *onxm*, то в этом замкнутом кольце не обнаруживается униполярных разрядов и при самых сильных индукционных токах (при совершенно надвинутой вторичной катушке). Если мы введем в это кольцо на месте, означенном через *x*, телефон или лягушечью мышцу, то они не обнаруживают никаких действий тока.

2) Разрывание с одной стороны такого кольца (например в *n*) ведет к обнаружению униполярных явлений в телефоне или на мышце при гораздо более слабых токах (например при 7 см).

3) Введение спирали R_1 с *большим сопротивлением* с одной стороны от нашего реоскопа в такое кольцо (например в пункте *n*) влияет в известной степени как разрывание кольца.

4) Соединение (одностороннее) спирали R_1 с центральным обрывом (*on*) кольца ведет к ослаблению униполярных звуков в телефоне при *x*.

5) Соединение спирали R_1 с периферическим концом (*nx*), идущим со стороны телефона, усиливает униполярные звуки в телефоне в значительной степени,— как и отведение к земле.

Когда оба конца разорванного кольца одновременно идут к двум зажимам спирали, когда, следовательно, спираль вводится в круг кольца, как под (3), то звуковой эффект в телефоне получается не средний между двумя экстремами [под (4) и (5)] одностороннего соединения с разорванным кольцом, а скорее в смысле приближения условий к явлениям просто разорванного кольца.

Таким образом, становится понятным наше исходное наблюдение (рис. 11). Пока ключ закрыт, для униполярных действий из rr_1 существуют условия, более близкие к тому, что означено под (1); как скоро ключ открыт, положение дела становится, как под (3).

Отсюда вытекают сами собой практические замечания относительно гальванометрических и телефонических опытов, хотя бы производимых отдельно. Телефон, должно думать, потому и чувствителен к униполярным действиям, что он представляет также спираль с известным числом оборотов. Когда оба его конца соединены с отводимым животным препаратом, условия лишь настолько удаляются от изложенных под (*1*), насколько неравномерно действие униполярных разрядов на оба его привода; но когда последовательно вводится еще другой телефон в то же кольцо, то оба они по отношению друг к другу играют в известной степени ту же роль, что у нас гальванометр на рис. 11 по отношению к телефону (подразумевается и обратно), и униполярные явления становятся слышнее. В наших опытах они замечаются уже при 6 см отстояния вторичной катушки. Когда препарат отводится к одному гальванометру, то условия с качественной стороны те же, что и при отведении к одному телефону, т. е. маловыгодные для проявления униполярных разрядов в отведенном кругу. Но опасность и лежит не в их действии на гальванометр. Дюбуа-Реймоном приведены удовлетворительные доводы в пользу того, что и довольно сильные униполярные разряды не могут отразиться на игле мультипликатора.[1] Как мы сейчас видели, они и не могут быть сильными в кругу мультипликатора, если не существует прямого соединения его с землей. Но против следующей опасности мало поможет и рекомендуемая им «совершеннейшая изоляция» гальванометра: именно, весь участок нерва между местом раздражения и между местом отведения к гальванометру или телефону мы

[1] Du Bois-Reymond. Untersuchungen..., I, S. 436.

должны представлять себе как бы отведенным к земле и следовательно, предоставленным действию униполярных раздражений. По отношению к этому участку препарата оба привода спирали играют только *роль общего отводника униполярных разрядов в ее направлении,* и случай подходит совершенно под (5). Такое положение дела и обнаружилось в полной мере при попытках (рис. 10) раздражать 2 противоположных конца нерва от двух отдельных индукториумов. Тогда соединение с землей электрода, ближайшего к месту отведения, нам не могло сослужить службу, но при обыкновенных телефонических и гальванометрических опытах оно, очевидно, может и должно быть непременно применяемо во избежание распространения униполярных раздражений вплоть до места отведения.

Входить в разбор чисто физического вопроса, почему спираль может играть означенную роль по отношению к униполярным разрядам, здесь было бы неуместно, тем более, что к этому вопросу, равно как и к физиологическим вопросам, на пути которых он встал, я надеюсь в будущем времени возвратиться с новыми экспериментальными данными.

Вопрос *об утомляемости нерва* был возбужден телефоническими наблюдениями; но исследование его потребовало приложения, кроме телефона, и других экспериментальных средств и повело к разбору других частных фактов, стоящих на пути этого исследования; поэтому все сюда относящееся выделяется к концу этой главы.

Уже при первых наблюдениях отрицательных колебаний нервного тока в телефоне я мог заметить одно резкое отличие этих явлений на нерве от таковых же на мышцах. Между тем как лягушечья мышца, даже при редком прерывателе у индукториума, представляет во время раздражения быстрое, сразу замечаемое ослабление звука в телефоне, нерв показывает совсем обратное: издаваемый им тон при обыкновенной продолжительности наблюдения или не обнаруживает никакого ослабления с течением времени или настолько слабое,

что последнее может быть с таким же правом отнесено к утомлению раздражаемого нерва, как и к ослаблению восприимчивости нашего слуха к тихим звукам. Ввиду такого явления я продолжал раздражение долее, чем это сделалось обычным в опытах над мышцами: раздражение нерва продолжалось 5, 10 мин., четверть часа, полчаса, наконец час, и все-таки за все это время резких, несомненно определимых, ослаблений нервного тона констатировать не удавалось.

Эти опыты стоят в таком противоречии со всем тем, что мы привыкли представлять себе относительно утомляемости деятельных животных тканей вообще и нерва, в частности, что сейчас описанные наблюдения внушили подозрение относительно натуры самих нервных тонов. Если эти тоны так долго действуют в телефоне при раздражении нерва, то представляют ли они в самом деле выражение отрицательных колебаний нервного тока? Отрицательные колебания современная физиология рассматривает как бесспорное и единственное выражение на нерве его живого и деятельного состояния, и, следовательно, они должны делить общую судьбу с ним в его свойстве ослабевать или утомляться при деятельности.

Правда, последнее свойство нервного ствола нам неизвестно в такой полной и чистой форме, как это имеет место по отношению к мышце. Когда мы раздражаем нерв, мы наблюдаем обыкновенно его эффекты на каких-либо концевых аппаратах, как мышцы, железы и нервные центры. Насколько эти концевые аппараты способны приходить в утомление, настолько мы лишены возможности судить по их реакциям о том, что дальше в наблюдаемых явлениях должно быть отнесено на счет усталости их, что на счет нерва, и для заключений остается в этих случаях только путь аналогий и предположений.

Средств подойти более непосредственно, прямо к исследованию занимающего нас свойства нерва представляется в настоящее время два.

Первое средство, это наблюдение изменений величины отрицательных колебаний под влиянием продолжительных или повторных раздражений. Подробных исследований на этом пути предпринято не было, и в этом отношении существуют только наблюдения Дюбуа-Реймона, по которому отрицательные колебания нервного тока при частом повторении опыта становятся слабее. Это наблюдение рассматривалось как первое констатирование явления нервной утомляемости.

Второе средство было придумано Бернштейном[1] и заключается в следующем. Как показатель деятельности нерва и изменений этой деятельности при раздражении должна служить связанная с ним мышца. Так как последняя представляет аппарат, очень легко утомляющийся, то перед ней на пути нерва должна до поры, до времени стоять преграда для того раздражения, которое действует на верхнюю часть нервного ствола и влияние которого на его утомление исследуется; потом через известное время эта преграда должна быть устранена, продолжающемуся все раздражению предоставляется теперь действовать на мышцу и ее сокращением или несокращением доказать, утомился он или нет. Такой временной преградой или запоркой на известном участке нерва должен служить постоянный ток. Пропускание его делает поляризуемый участок непроводником, размыкание его должно дать доступ раздражению к мышце.

Такие опыты были произведены Бернштейном, и они привели его к заключению, что нерв утомляется медленнее, чем мышца и оправляется от утомления также медленнее последней. Точных чисел и определений того, насколько быстро утомляется собственно нерв при раздражении, он не дает; но у него замечается ясное утомление через 5, 10 мин. Наконец, при большей продолжительности наступает в нерве состояние, которое и после самого продолжительного отдыха не возвращает ему функциональных свойств.

[1] Bernstein. Ueber die Ermüdung und Erholung des Nerven. Pflüger's Archiv, Bd. XV, S. 289.

Опыты Бернштейна представляются единственными, которые имеют прямой задачей занимающий нас вопрос; ими в настоящее время и устанавливается взгляд на это дело в физиологии, как можно видеть, напр., по руководству физиологии, издаваемому Германном (II, 1, 134).

Кроме того, существуют, правда, в физиологической практике, опыты беспримерно долгого раздражения секреторных нервов. Но так как в этих случаях индукционные токи производились сравнительно редкими перерывами метронома в первичной цепи, затем раздражение после 10—20 мин. прерывалось паузами отдыха в несколько минут, а место приложения электродов к нерву менялось, то этим опытам значения в данном вопросе никто не придавал, особенно ввиду прямых исследований Бернштейна.

Как видно, наши телефонические наблюдения стали в явное противоречие с существующими представлениями об утомляемости нерва, и поэтому следовало разрешить возникшие недоразумения.

Прежде всего необходимо было исследовать, существует ли согласие в показаниях отрицательных колебаний в телефоне и на гальванометре.

Сначала опыты на гальванометре с действием продолжительного раздражения нерва производились отдельно, потом параллельно с телефоническими, так что один и тот же препарат мог быть отведен по желанию или к гальванометру или к телефону, и показания обоих методов наблюдения могли быть сравниваемы непосредственно друг за другом.

Обыкновенно брались два nn. ischiadici лягушки. Поперечный разрез для отведения производился по примеру Германна разминанием одного конца препарата на протяжении 2—3 мм. Расстояние между отводящими электродами было около 1 см. Промежуток между ними и раздражающими электродами составлял не менее 2 см. Расстояние между парой раздражающих электродов — около 5 мм. Компенсация нервного тока только при первом наблюдении производилась во

время покоя нерва; потом нерв подвергался продолжительному раздражению, и компенсация производилась уже во время раздражения. Последнее продолжалось беспрерывно в течение нескольких часов, если не считать тех коротких и редких перерывов, которые необходимы и достаточны были для того, чтобы произвести отсчитывание движения зеркала гальванометра (видеманновская апериодическая буссоль) в сторону покоящегося тока по отнятии раздражения. Для раздражения употреблялось наше обыкновенное индукционное расположение. Оно дает первый тетанус лягушечьей лапки при 30—35 см отстояния вторичной катушки; для опытов последняя ставилась обыкновенно на 20 см. Как прерыватель первичной цепи, действовал вагнеровский молоток при средней его частоте колебаний. Индукционный аппарат находился от гальванометра на расстоянии по крайней мере 5 м. Иногда производилось извращение направления индукционных ударов повертыванием полевского коммутатора или в первичной или во вторичной цепи, чтобы убедиться не замешано ли каким-либо внешним образом направление раздражающих токов в наблюдаемые явления. Но повертывание коммутатора не вносило в них никаких изменений.

Главные результаты этих опытов заключались в следующем.

Отрицательные колебания наблюдались на нерве при его беспрерывном раздражении необычайно долго, по несколько часов к ряду, как долго только длился опыт.

Показания их в телефоне и на гальванометре согласны во всем существенном, что не затрагивает принципиальной разницы этих двух методов наблюдения.

Ниже приводятся протоколы трех опытов. Как можно там видеть, отрицательные колебания на гальванометре за несколько часов непрерывного раздражения представляют значительные изменения. Их изменения по величине не стоят всегда в прямом отношении к покоящемуся току; в одних случаях (протокол 1-й) они в течение первых 2.5 часа раз-

дражения увеличились значительно, между тем как покоящийся нервный ток становился все слабее; в других случаях (как в протоколе 2-м) они первое время показывали уменьшение, а потом через 2.5 часа оказалось также их значительное усиление. Следовательно, если бы мы производили опыт только первые полчаса, то мы нашли бы показания их совершенно согласными с наблюдениями Дюбуа-Реймона; но потом они начинают снова немного увеличиваться, представляют снова колебания в величине и затем опять через 2.5 часа при ничтожном покоящемся токе мы видим их значительное усиление, и в это время стал слышен звук в телефоне, до тех пор не наблюдавшийся.

Затем активные колебания нервного тока на гальванометре представляют с течением времени изменения в их направлении по отношению к покоящемуся току. Так, в опыте 1-м мы видим, что покоящийся ток перешел постепенно через нуль и извратился, между тем колебания тока, довольно большие при раздражении, совершаются все в ту же сторону, как и в начале опыта, хотя они теперь по отношению к новому извратившемуся току имеют характер положительных колебаний. Наконец, покоящийся ток (в 5 ч. 30 м., через 7 ч. 40 м. от начала опыта) снова извратился: теперь стал снова того же направления, что и в начале опыта, колебания тока получают опять характер настоящих отрицательных колебаний, и таким образом дело продолжается до прекращения опыта. Вот в таких-то случаях особенно пробовалось извращение раздражающих токов посредством полевского коммутатора.

Еще особого рода отношение наблюдается в протоколе 3-м. Здесь одно время (12 ч. 30 м.) отрицательные колебания представляют на гальванометре нуль, между тем в телефоне слышится чистый звук прежней силы; через некоторое время покоящийся ток, хотя ослабел, но того же направления,— отрицательные колебания становятся слабыми *положительными,* а звук все продолжается в телефоне с преж-

ней силой. Изменение силы раздражения и места раздражения на нерве не изменяет смысла гальванометрических показаний. Наконец, наложение нового поперечного разреза, вместе с установлением сильного покоящегося тока, ведет при всех, повидимому, прочих условиях к сильным отрицательным колебаниям на гальванометре, и таким образом приводятся в согласие показания последнего с показаниями телефона. Как можно видеть, причина двусмысленных явлений перед этим лежала в свойствах поперечного разреза и отведения к гальванометру, а не в усталости или смерти нерва.

Для нас важно в данном случае одно последнее обстоятельство. Что же касается тех наблюдений, которые становятся в противоречие с общепринятыми взглядами на отрицательные колебания, как, напр., то, что они у нас не всегда стоят по величине в прямом отношении к покоящемуся току, или даже наблюдаются при извращении его, что колебания эти получают иной раз характер слабых позитивных — признак мертвого нерва у прежних исследователей,— то мы отмечаем только эти явления и оставляем исследование их самих по себе до другого времени. Заметим только, что они до известной степени не совсем новы. Так, уже Шифф наблюдал отрицательные колебания на нервах, покоящийся ток которых был извращен.[1] Дальше, что они не должны представляться особенно странными, если верно (в чем трудно сомневаться) положение Бернштейна, что иногда отдельные отрицательные колебания превосходят значительно по силе покоящийся ток.

ПРОТОКОЛ 1-й (от 6 апреля 1883 г.)

К гальванометру отведены 2 n. n. ischiadici лягушки. Расстояние между парой отводящих и парой раздражающих электродов 2 см; между двумя отводящими электродами 1 см, поперечный разрез произведен разминанием центральных концов обоих нервов на протяжении 1.5 мм; расстояние между двумя раздражающими электродами 5 мм. В первичной цепи 2 Даниэля и индукционные удары выравнены в известной сте-

[1] Hermann. Handbuch der Physiologic, II, 1, S. 154.

пени по способу Бернштейна. Вторичная спираль тетанизирует все время при расстоянии от первичной в 20 см. Вагнеровский прерыватель при небольшой частоте колебаний.

Начальный покоящийся нервный ток отклоняет зеркало гальванометра за конец шкалы. Сила компенсирующего его тока в этом опыте не заносилась в протокол.

Отрицательные колебания в начале опыта около 10 делений.

Во время опыта много раз пробовалось повертыванием полевской виппы в первичной цепи изменять направление по нерву раздражающих индукционных ударов (замыкательных и размыкательных), но такие пробы не давали никаких изменений в наблюдаемых явлениях.

Под I (первая графа) цифры означают часы и минуты времени опыта.

Под II означают в делениях шкалы отклонения зеркала гальванометра от покоящегося нервного тока. Эти отсчитывания могли быть делаемы только тогда, когда нервный ток ослабел настолько, что не было необходимости компенсировать его. Перед этими числами стоит знак —, когда начальный покоящийся ток извратился в ток противоположного направления.

Под III числа представляют величину отрицательных колебаний. Чаще в эту графу записывалось среднее из отсчитывания движения зеркала в одну сторону при пробном перерыве раздражения и движения его в обратную сторону при возобновлении опять раздражения.

I	II	III	Замечания
9 ч. 50 м.	—	10	Начало продолжительного раздражения нерва
10 ч. 30 м.	—	14	
11 ч. 15 м.	—	20	
12 ч. 30 м.	—	26	
1 ч. 15 м.	20	20	
1 ч. 27 м.	10	20	
1 ч. 45 м.	— 15	20	Покоящийся ток извратился. Наблюдаются позитивные колебания по отношению к существующему теперь извратившемуся току
2 ч. 05 м.	— 40	20	То же
2 ч. 10 м.	— 60	20	То же. Пред этими пробными раздражениями нерв был смочен раствором 0.6% NaCl, и раздражающие электроды придвинуты ближе к месту отведения на 5 мм. Как видно, это приближение их не изменяет качественно наблюдаемых явлений

I	II	III	Замечания
2 ч. 30 м.	— 50	18	То же
2 ч. 40 м.	— 65	12	То же
3 ч. 10 м.	— 90	10	
3 ч. 15 м.	—100	12	
3 ч. 20 м.	—110	12	
3 ч. 35 м.	—115	18—12	То же. Нерв был перед этим смочен
3 ч. 40 м.	— 90	10	То же
3 ч. 45 м.	—100	10	
4 ч. 05 м.	—115	10	
4 ч. 15 м.	—130	8	
4 ч. 20 м.	—190	15	То же. Смочен нерв и отводящие электроды. В следующее за тем время наблюдаются все меньшие отклонения и меньшие колебания под влиянием раздражения; в последней пробе колебание на 7 мм
4 ч. 30 м.	—150	8	То же
4 ч. 40 м.	— 75	6	То же
5 ч. 30 м.	2—3	4	Нервный ток опять стал того же направления, что был в начале опыта
5 ч. 40 м.	10	7	Смочен нерв
5 ч. 50 м.	25	9	
6 ч. 00 м.	0	7	Прекращен опыт

ПРОТОКОЛ 2-й (от 8 апреля 1883 г.)

Препарат — 2 n. n. ischiadici, сложенные вместе разноименными концами; отводится или к гальванометру или к телефону. Расстояние между электродами приблизительно то же самое, что и в предыдущем опыте. Поперечный разрез сделан так же. Вторичная спираль находится также на расстоянии 20 см от первичной, но иногда во время опыта изменялось ее положение указанным в замечаниях образом.

I графа отмечает, как и в предыдущем опыте, время наблюдения.

II — числами с буквою С выражает относительную величину нервного тока во время раздражения в делениях = 0.1 мм платиновой проволоки компенсатора длиною в 1 м. Компенсирующий ток — очень слабый Даниэль. Та же графа числами с буквой S означает величину *покоящегося* (во время перерыва раздражения) нервного тока, уже значительно ослабевшего, прямо (без компенсации) в делениях шкалы гальванометра.

III — дает величину отрицательных колебаний, как и в предыдущем опыте.

I	II	III	Замечания
10 ч. 45 м.	145 C	10	Начало продолжительного раздражения
11 ч. 10 м.	88—	5	Нерв некоторое время был недостаточно влажен. Он после наблюдения смочен и немного передвинут на раздражающих электродах
11 ч. 20 м.	86—	6	В телефоне нет звука
11 ч. 30 м.	81—	7	
11 ч. 45 м.	68—	7	
12 ч. 20 м.	49—	5	
1 ч. 05 м.	19—	14	Ясный тон в телефоне
1 ч. 40 м.	8—	8	Очень слабый тон в телефоне
2 ч. 00 м.	3—	12	
2 ч. 05 м.	6—	20	Вторичная катушка для этой пробы была поставлена на 14 см. Тон слышен телефонически, но он теперь изменился несколько в тембре
2 ч. 19 м.	142 S	22	Вторичная катушка снова поставлена на 20 см. Тон очень слабый и с измененным тембром, как в предыдущем наблюдении
2 ч. 45 м.	57—	7	
2 ч. 50 м.	—	—	Прекращен опыт

Примечание. Невыгодное, повидимому, обстоятельство для телефонического отведения представляет складывание 2 нервов препарата разноименными концами вместе. Это замечалось мною и в других случаях такого отведения.

ПРОТОКОЛ 3-й (от 12 апреля 1883 г.)

Препарат — 4 п. п. ischiadici отводятся или к гальванометру или к телефону. Расстояния между точками отведения и раздражения приблизительно те же, что и в предыдущих опытах. Вторичная спираль стоит на расстоянии 18 см от первичной.

I, II и III имеют те же значения, что и во втором протоколе.

I	II	III	Замечания
10 ч. 10 м.	164 C	25	Начало раздражения. Тон в телефоне слышно ясно
10 ч. 20 м.	146—	22	
10 ч. 35 м.	138—	17	
10 ч. 55 м.	90—	17	

I	II	III	Замечания
11 ч. 23 м.	73 —	13	
11 ч. 40 м.	55 —	10	
12 ч. 00 м.	30 —	6	Тон слышен ясно
12 ч. 30 м.	20 —	0	Тон слышен ясно
1 ч. 00 м.	16 C	0	Тон ясно. Временно употреблялись раздражения при положении вторичной катушки на 16 см, но на гальванометре эффект — попрежнему нуль
1 ч. 30 м.	115 S	+4	Тон слышен ясно. Раздражение при положении вторичной катушки — 20 см дает звук гораздо слабее
2 ч. 00 м.	100 —	+5	
2 ч. 05 м.	100 —	+5	Вторичная спираль на 15 см. Тон гораздо громче. Затем опять спираль на 18 см
2 ч. 10 м.	90 —	+4	Раздражающие электроды придвинуты ближе (мм 5) к месту отведения, но раздражение нового участка нервного препарата дает тот же эффект и на гальванометре и в телефоне
2 ч. 15 м.	90 —	+4	Тон слышен ясно
2 ч. 30 м.	85 —	+4	
2 ч. 40 м.	90 —	+4	
2 ч. 50 м.	—	—	Свежий поперечный разрез (ножницами) на половине прежнего отведенного пространства. Расстояние между точками отведения остается снова то же самое. Отклонение зеркала за конец шкалы гальванометра
2 ч. 55 м.	180 C	40	Тон слышен очень ясно
3 ч. 00 м.	173 —	40	
3 ч. 20 м.	151 —	40	
— —	—	—	Наблюдение не производилось мною затем до 7 ч. 20 м. Теперь препарат найден недостаточно влажным, тон слышен сравнительно слабо, получаются опять несомненные позитивные колебания. Опыт прекращен
7 ч. 20 м.	7 S	+4	

Таким образом, контроль показаний телефона через гальванометр совершился в его пользу, и при этом телефон помог снова обратить внимание на такие явления, как позитивные

колебания, которые прежде если и замечались, то им придавалось другое значение.

Как общий результат этих опытов выходит, что нерв, в течение многих часов непрерывного раздражения, пока длится вообще опыт, не обнаруживает никаких ясных признаков утомления. Изменения отрицательных колебаний в величине, какие за это время замечались, после тщательного разбора дела должны быть отнесены или к изменениям в условиях отведения или, наконец, могут предполагаться в действии поперечного разреза около места раздражения на раздражительность последнего. Притом в среднем эти изменения колеблются в ту и другую сторону.

Результат этих телефонических и гальванометрических опытов оказался настолько необычайным и неожиданным, что являлась настоятельная потребность или доказать его еще другими способами или открывался путь к сомнению в общепринятом взгляде, что отрицательные колебания суть истинное выражение деятельного и возбужденного нерва. То, что свидетельствовали эти опыты по отношению к вопросу об утомляемости нерва, становилось прежде всего фактически в явное противоречие с тем, что по этому предмету было установлено Бернштейном на основании показаний нервномышечного препарата.

Очевидно, ближайшая задача должна была заключаться в поверке опытов Бернштейна. Когда я приступил к ним, то каждый мой новый опыт приносил только подтверждение им полученного. Действительно, если нерв в участке перед мышцей поляризовать и сделать таким образом непроводником для тетанических возбуждений, идущих из верхней его части, то через 5—10 мин. тетанизации можно разомкнуть постоянный ток и получить на мышце эффекты тетанического раздражения; но если продолжать последнее дальше, то размыкание постоянного тока не обнаруживает действия тетанизации в центральной половине нерва ни тотчас, ни в течение нескольких минут выжидания.

Интересно было знать, как выйдет бернштейновский опыт, если показателем действий нерва взять не мышечное сокращение, а отрицательные колебания его тока. Для этого нерв отводился обыкновенным образом к гальванометру, близ другого конца он раздражался тетанически, как и в предыдущих опытах, а затем в промежутке, несколько ближе к отводящим электродам замыкался постоянный ток того или другого направления безразлично, как это заметил уже Бернштейн. Постоянный ток обыкновенно давал себя знать и в месте отведения, а следовательно, и на гальванометре; но происходящее от него отклонение на шкале было незначительно и довольно постоянно. Таким образом, это последнее обстоятельство не мешало производить наблюдения над тем, передаются ли отрицательные колебания через поляризуемое место нерва и как скоро прекращается такая передача. Из таких опытов оказалось, что с постепенным ходом поляризации отрицательные колебания передаются гальванометру все слабее и слабее и затем они совсем не наблюдаются; если теперь даже вскоре разомкнуть постоянный ток, то отрицательные колебания появляются на гальванометре не сразу и сначала в очень слабой форме, а потом постепенно все усиливаются. Таким образом, оказалось, что после каждого пропускания постоянного тока остается более или менее продолжительное последействие в том же смысле по отношению к общей непроводимости нерва, и чем дольше действовал постоянный ток при прочих равных условиях, тем это последействие продолжительнее. Можно брать сравнительно небольшие силы тока, как брал иногда и Бернштейн, — результат общий остается тот же. Непроводимость нерва в последнем случае развивается медленнее, но раз она развилась, она исчезает все равно не скоро.

Отсюда становилось очевидно, что этот способ вызова временной и ограниченной местной непроводимости нерва, как он предложен Бернштейном и был повторен нами, совершенно не годится для тех целей, для которых он у нас предназна-

чается. С ним можно было доказать, что нерв утомляется медленнее, чем мышца, как это и сделано Бернштейном, но он не может служить для опытов, которые должны длиться целые часы. Здесь постоянный ток не только запирает временно для раздражения доступ к мышце, но он сам вносит с собою и оставляет за собою надолго нечто. Это заметил Бернштейн и сам он объяснял себе такое последействие от поляризации тоже как род утомления, аналогичный с тем, что производит по нему и тетанизация нерва. Вообще утомление и оправление от него (Ermüdung und Erhohlung) он понимает так широко, что этим термином он обозначает все, повидимому, столь разнородные явления, которые, кроме двух вышеназванных деятелей (постоянный и индукционный ток), вызываются также механическим, химическим (в том числе и молочная кислота) и термическим действиями, т. е. агентами, иногда прямо вредящими нерву. Следовательно, и, по Бернштейну, выходит, что средство, служащее для временного предохранения мышцы от раздражения, приложенного к нерву, само действует на нерв утомляющим образом. Поэтому он сам в дальнейших опытах по вопросу об утомляемости не пользовался им и искал других косвенных средств для своих опытов и заключений.

Со взглядами Бернштейна на изменения, производимые в нерве действием постоянного тока, как на явления утомления согласиться было трудно. Так, самые простые опыты замыкания и размыкания того же постоянного тока, взятого в соответственной силе, обнаруживали тотчас по прекращении продолжительной поляризации возбудимость поляризованного участка нерва на обоих полюсах, т. е. в местах, которые должны бы представляться наиболее утомленными, между тем как проводимость через весь поляризованный участок долго еще не восстановлялась.

Стало быть, как ни смотреть на дело, но это средство временного изолирования мышцы от раздражаемого пункта нерва

оказывалось непригодным, и, следовательно, приходилось искать других средств для той же цели.

Я пробовал производить сильное местное охлаждение (замораживание) нерва и этим путем добиться в нем местной непроводимости. Гад[1] с успехом пользовался этим средством для временного исключения влияния n. vagus на дыхание. Но при электрическом раздражении n. ischiadicus у меня, как и у него, охлаждение не дало ожидаемых результатов.

Затем я пробовал применить к делу слабое отравление лягушки через кураре. Отравление должно было быть настолько слабо, чтобы можно было рассчитывать, что животное потом скоро от него оправится, а между тем время его действия могло быть употреблено на непрерывное раздражение нерва. Если бы последний за это время не утомился, то он обнаружил бы это по миновании действия кураре сокращением мышцы.

Может быть, это средство найдет применение на теплокровных животных, но на лягушке оно трудно дается и главным образом потому, что здесь нелегко отпрепаровать бедренный нерв, не поранив кровеносных сосудов и, следовательно, не отрезав пути к восстановлению действия нерва на мышцу. Притом и оправление лягушки от кураре идет крайне неуверенно. Поэтому приходилось отказаться и от этого средства, пока дело идет об опытах на этом холоднокровном.

Наконец, искомое средство нашлось и нашлось оно на том пути, на котором искал его и Бернштейн. Дело в том, что если брать сравнительно слабые токи для поляризации, то они требуют много времени на то, чтобы сделать нерв непроводником, и потом все-таки оставляют после долгого действия на нерв более или менее продолжительное последействие; если же брать сильные токи, то под действием их нерв скоро перестает проводить, но он остается таким долго потом и после размыкания. Поэтому я пришел к мысли попытать

[1] G a d, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1880, S. 1.

прием такого рода: сначала нерв сделать непроводником через пропускание сравнительно сильного тока, но раз в нерве наступило такое состояние, стараться поддержать в нем нерв самым минимальным током, какой для этой цели окажется достаточным и от которого поэтому нет оснований ожидать продолжительного последействия. Разыскать этот минимальный ток можно только, понятно, постепенным ослаблением начального поляризующего конца, когда он уже не будет пропускать к мышце тетанических импульсов из верхней части нервного ствола.

Попытка в этом направлении увенчалась полным успехом. Сначала такие минимальные токи приходилось искать ощупью; нерв поляризовался некоторым не слабым током; когда оказывалось, что он не пропускает к мышце импульсов сверху, от места раздражения индукционными токами, ключ дюбуа-реймоновский во вторичной цепи оставался все время открытым, и последовательно, медленно производилось все большее и большее ослабление поляризующего тока, пока наконец не начинали в мышце показываться слабые фибрилярные сокращения, обязанные уже прорыванию тетанического раздражения на мышечную половину через поляризуемый участок. Это означало, что ослабление постоянного тока зашло дальше, чем следует, и теперь он снова должен был быть усилен и ровно настолько, чтобы снова исчезли фибрилярные сокращения мышцы от тетанизирующих раздражений. Находилась наконец такая сила постоянного тока, она и оставлялась теперь на долгое время без изменения; через некоторое время, например через 15 мин., постоянный ток размыкался, и исследовалось состояние нерва. Действительно, оказывалось обыкновенно, что такая поляризация не оставляет в нерве надолго непроводимость, и при новом замыкании ток довольно скоро снова преграждает путь возбуждению сверху.

Определить тот минимальный ток, который был бы всего более пригоден для поддержания в нерве непроводимости и в то же время не был бы вреден по своему последействию.

можно, конечно, только физиологическими признаками. Обыкновенно к такой роли оказывается более всего способным такой ток, который (по предварительным пробам) едва только начинает действовать на нерв возбуждающим образом, вызывая самые слабые замыкательные сокращения (при том или другом его направлении). Следовательно, это слабейший из слабых пфлюгеровских токов. После продолжительной поляризации он дает или только очень короткий размыкательный тетанус, или одно размыкательное сокращение, или часто — нуль.

Употреблять для запирания нерва ток того или другого направления почти безразлично. Обыкновенно начальный, более сильный, и последующий, минимальный, токи имеют одно и то же направление; но в случаях очень продолжительной поляризации оказывается очень выгодным через некоторые большие промежутки времени (например через час) менять поляризующий ток на ток обратного направления. Извращенный ток способен с успехом поддерживать непроводимость в нерве, между тем за размыканием его и после продолжительного пропускания его по нерву часто не наблюдается никакого последействия,— нерв почти сразу становится проводником. Стоит замкнуть этот ток снова, и нерв быстро снова перестает проводить возбуждение. В дальнейшем изложении будут приведены кривые, которые наглядно говорят об этом.

Как видно, средство — поддерживать непроводимость нерва на определенное и произвольное время — нашлось, и оно заключается в следующем: пропускать через нерв постоянный ток некоторой значительной силы, пока он не потеряет проводимости; затем понижать в силе этот ток не быстро и не сразу до слабейшего из слабых пфлюгеровских токов, а изредка — через полчаса, час — этот минимальный ток извращать.

Располагая этим средством, мы и могли приступить к прямой задаче наших опытов, к решению вопроса об утомляемости нерва.

Опыты велись обыкновенно следующим образом.

Бедренная кость, очищенная от мышц, укреплялась на особой подставке во влажной камере и поддерживала лягушечью лапку, покрытую кожей или обнаженную; n. ischiadicus отпрепаровывался вплоть до подколенной впадины по всей длине, с куском позвоночника. Последний оставлялся для того, чтобы при накладывании нерва на электроды и прочих манипуляциях не было необходимости захватывать пинцетом непосредственно нерв и чтобы вместе с тем удалить возможно поперечный разрез нерва от места раздражения и тем избежать в возможной степений колебаний в раздражительности последнего в зависимости от поперечного разреза. В некоторых опытах мышечные сокращения записывались на вращающемся цилиндре при помощи мареевского миографа (myograph directe): тогда употреблялась тоже целая лапка, из-под кожи отпрепаровывалось одно Ахиллесово сухожилие и соединялось известным образом с миографом. Все прочее оставалось в той же форме.

Нерв перекидывался через 2 пары неполяризующихся глиняных электродов. Дальняя от мышцы пара — раздражающие электроды — приходилась обыкновенно против тазовой части n. ischiadicus, и за нею оставался еще участок нерва с куском позвоночника вместе в 1 см длины. Другая пара — поляризующие электроды — находилась на длине задней трети бедренного ствола, и между нею и мышцами лапки оставался еще небольшой свободный участок нерва. Расстояние между обеими парами электродов было вообще около 15 мм. Расстояние между двумя электродами каждой пары применялось небольшое, около 6 мм.

Для раздражения нерва употреблялся обыкновенный санный индукториум; вагнеровский молоточек ставился на среднее число колебаний; индукционные удары — замыкательные и размыкательные — были приблизительно выравнены, как и в предыдущих опытах гальванометрических. В начале каждого опыта определялось минимальное раздражение, способ-

ное вызвать тетанус в лапке; затем от найденного таким образом положения вторичной спирали на санях индукториума индукционная спираль придвигалась к первичной на 8—12 см и оставлялась обыкновенно все время опыта в этом расстоянии. Такая сила раздражения перед опытом приводила мышечный препарат в энергичный тетанус и, как правило, оказывалась потом все время опыта действительной, так что не было надобности усиливать впоследствии раздражение. По причинам, которые легко понять и о которых речь будет подробно дальше, для нашей цели нужно было только видеть и знать общий факт, вызывает ли раздражение нерва сокращение мышцы или не вызывает, а затем точная сила сокращения в течение продолжительных опытов не имела никакого серьезного значения: она могла колебаться, как и раздражительность нерва, в ту или другую сторону, более или менее,— это было неважно. Обращалось только особенное внимание на 2 пункта: во-первых, на то, чтобы место приложения раздражающих электродов к нерву оставалось всегда одно и то же, чтобы им не сообщались какие-либо случайные передвижения, и, во-вторых на то, чтобы индукционные токи не были очень сильными. Первое необходимо иметь в виду потому, что вообще принимается большая разница между проведением и возбуждением нерва, иногда даже рассматривают их как совсем различные и не всегда совпадающие свойства нервного ствола. Но, помимо этого взгляда, всегда можно предположить, что каков бы ни был раздражитель, участок нерва, прямо подвергающийся его действию, иначе изменяется под влиянием раздражения, чем те его точки, которые возбуждаются не прямо, а через передачу к ним возбуждения процессом проведения. На второй же пункт важно обращать предусмотрительность по следующим соображениям. Что очень сильные индукционные токи способны скоро уничтожить раздражительность нерва,— это не может подлежать сомнению. Еще при первых телефонических наблюдениях над нервными тонами, давших толчек для настоящих опытов, я мог заметить

легко, что сильные индукционные токи скоро понижают деятельность нерва. Так, при нашем обыкновенном индукционном аппарате, где первый тетанус в лягушечьей лапке с бедренного нерва появлялся при 30—35 см отстояния вторичной спирали, достаточно тетанизировать короткое время (20—30 сек.) нервный препарат при положении индукционной катушки около 7—9 см, чтобы заметить значительное ослабление нервных явлений в телефоне. Почему так действуют сильные индукционные токи, обсуждать подробно здесь нет надобности; конечно, очень сильные токи могут даже, так сказать, сжигать нерв, высушивать его быстро в месте приложения электродов, могут при всей своей краткости и смене их направления по нерву оставлять сравнительно медленно исчезающие электротонические изменения в нем, могут, наконец, утомлять его в строгом смысле, вследствие слишком напряженного возбуждения,— все это возможно, и по всему этому нам казалось необходимым избегать сильных раздражений. В самом деле, если бы допустить и значительное или даже исключительное участие последней причины в утрате нервом раздражительности, то, очевидно, выделить ее действие из остальных (вмешательство которых тоже допустить всегда есть основание), сделать ее предметом особого исследования не представляется никакой возможности, да и надобности. В самом деле, если мы берем силу раздражения, как это всегда нами и делалось, которая вызывает энергичный, хотя и не максимальный, тетанус всей лапки, мы можем быть уверены, что все волокна ствола подвергаются раздражению. Но пусть этого и нет, т. е. пусть некоторые волокна в толще ствола в недостаточной для возбуждения степени подвергаются за некоторое время опыта действию индукционных ударов, все-таки некоторые волокна по всей постановке нашего опыта, по мерам предосторожности против перемещения нерва на раздражающих электродах должны все время раздражаться достаточно, в них должен происходить процесс проведения, если они оказываются способными всякий раз на пробу исследователя дать

мышечное сокращение. Следовательно, наблюдаемые нами от времени до времени за размыканием постоянного тока тетанусы, какой бы ограниченной силы и распространенности они ни оказывались, но раз они не суть следствия поляризующего тока, они свидетельствуют о непрерывном раздражении некоторых мышечных волокон, пусть в неизвестной и колеблющейся степени — это не особенно важно. Таким образом, этой постановкой опыта (его большая продолжительность и постоянство места раздражения нерва) вопрос о колебаниях в раздражительности последнего и в силе раздражения устраняется из счета, и нужно только заботиться о том, чтобы тетанизирующие токи не становились, с одной стороны, слабыми до потери возможности действовать на нерв, с другой стороны, очень сильными, когда ими могут быть внесены посторонние для дела осложнения. Опыт показал, что означенным выбором раздражения достигается цель вполне: оно оказывается способным все время опыта проводить мышцы препарата в *значительный* тетанус и в то же время не обнаруживает никаких вредных действий на нерв. При таком положении дела, понятно, для нас в настоящее время не представлялось никакого интереса ставить специальные опыты еще и с очень сильными раздражениями.

Батареей для поляризующего тока служили 2 Даниэля. От нее через поляризуемый участок нерва отводилась большая или меньшая ветвь тока при посредстве побочного замыкания из платиновой проволоки в 1 м длиной и 0.3 мм в диаметре, по длине которой ставился передвижной контакт — медная шашка. Обыкновенно каждый раз устанавливалось предварительными опытами, какой силы токи при данном расположении могут еще вызывать слабейшие замыкательные сокращения в нашем препарате. Такие минимальной силы токи отмечались в делениях проволоки. Когда это было установлено, начиналась поляризация нерва в нижней части с целью сделать его здесь непроводником. Сначала обыкновенно шашка ставилась для этой цели на 1000 мм; через не-

которые промежутки времени пробовалось раздражение нерва в верхней части тетанизирующим током, и если лапка сокращалась, то раздражение тотчас же прекращалось, и продолжалась прежняя поляризация нерва. Через 3—10 мин.,— в разных случаях разно,— тетанизация нерва в тазовой части уже не действовала на мышцу. Тогда ключ во вторичной цепи индукционного аппарата оставался все время открытым, и принимались средства к постепенному ослаблению поляризующего тока. Шашка на платиновой проволоке последовательно через некоторые промежутки ставилась на 750, 600, 500 мм и доводилась обыкновенно до тех чисел, при которых по предварительным определениям постоянный ток начинал возбуждать нерв, или даже сила тока понижалась еще дальше. При этом необходимо обращать внимание на то, чтобы не началось прорывание раздражений нерва к мышце через поляризуемое место. Как только замечалось последнее, постоянный ток опять усиливался более или менее, пока он снова не становился способным останавливать проводимость в нерве. После нескольких таких проб удается установить поляризацию той силы, которая удовлетворяет известным требованиям опыта. Но если оказывалось, что после продолжительного действия ток и этой силы оставляет значительное последействие, применялось к делу извращение тока. Время, с которого нерв тетанизируется уже непрерывно, отмечается как начало раздражения. Через промежутки в $^1/_4$ часа, в $^1/_2$ часа размыкается постоянный ток и исследуется, действует ли на мышцу все продолжающееся раздражение нерва вверху или нет. Иногда нужно бывает выждать некоторое время, прежде чем мышечный препарат начинает сокращаться, и в таком случае сила тетанического сокращения обыкновенно нарастает очень постепенно. Чаще же, если были удачно выполнены сейчас описанные предосторожности, сокращение мышцы за размыканием тока сказывается очень быстро, почти сразу, и очень скоро достигает максимальной высоты для данной силы раздражения, как видно на кри-

вой *1.*[1] На кривой верхняя линия миографическая и представляет 3 тетанических поднятия. Вторая линия посредством сигнала Дэпре отмечает размыкания (поднятие линии) и замыкания (опускание линии) поляризующего тока. Как можно видеть, первый и второй тетанусы обусловлены размыканием запирающего тока. Второй тетанус прерван закрытием ключа Дюбуа во вторичной цепи; открытие последнего снова вызывает тетаническое сокращение (3-е); оно прекращено, как и первое, новым замыканием запирающего тока. Можно видеть, что последнее довольно скоро уничтожает проводимость в нерве. Перерыв между 2 и 3 тетанусами говорит достаточно, что они суть дело тетанизации нерва.

Но, кроме того, в случаях в роде сейчас приведенного необходимо еще убедиться, что и первый приступ тетануса не есть размыкательный риттеровский столбняк, потому что после очень долгой поляризации, хотя бы и крайне слабым током, можно все-таки предполагать возможность и этого последнего. Очевидно, убедиться в этом очень нетрудно: нужно только в контрольном опыте, прежде чем разомкнут поляризующий ток, прекратить раздражение нерва индукционным током. Такие контрольные пробы, конечно, и применялись к делу, и в удачно веденных опытах при размыкании или не получалось никакого сокращения мышечного препарата или очень короткое и неинтенсивное. Так случай, представленный на кривой *2,* принадлежит уже к менее удачным. Здесь сначала наблюдается зубчатый размыкательный тетанус, а потом, когда он начал ослабевать, к нерву снова был открыт доступ раздражению, что сказалось новым сильным поднятием кривой мышечного сокращения; прекращено оно новым замыканием поляризующего тока.

Вообще можно заметить, что когда поляризация производит сильный и продолжительный риттеровский тетанус, то

[1] Примечания к кривым [*рис. 13, стр. 143*] относительно времени наблюдения после начала раздражения, относительно силы последнего и силы поляризующего тока см. [*стр. 142—144*].

данная сила тока уже слишком велика для наших целей, и ее следует ослабить. Так, предыдущая кривая была получена при 400 мм поляризующего тока, после того как за 24 мин. перед этим ток был ослаблен с 700 мм, когда он дал сильный размыкательный тетанус кривой *3*. Последняя сила тока была настолько велика, что она вызывала, как видно дальше на кривой, большие замыкательные сокращения и новые размыкательные действия после сравнительно непродолжительной повторной поляризации, что и побудило понизить силу тока до указанной выше меры.

Как упомянуто выше, иногда после пробного размыкания тока за продолжительной поляризацией приходится ожидать некоторое время, прежде чем начнется сокращение мышцы. Если ожидать нужно несколько минут, то форму опыта нельзя признать уже выгодной; в других случаях сокращение начинается сравнительно и скоро, но оно усиливается крайне постепенно, так что при миографической передаче невозможно было бы заметить ясно поднятие кривой сокращения над воображаемой абсциссой. О крайне постепенном и медленном нарастании проводимости нерва вслед за прекращением поляризации можно в таких случаях составить приблизительное понятие, если в кривой *4* вершины отдельных тетанических сокращений, произведенных повторными открываниями и закрываниями ключа во вторичной цепи, соединять друг с другом прямой линией. Постепенное поднятие этой прямой соответствовало бы близко той линии, которую чертила бы мышца, если бы тетанизация ее не прерывалась от времени до времени.

Понятно само собой, что по высоте мышечной кривой судить в наших условиях опытов о колебаниях раздражительности нерва за длинные промежутки времени, через которые совершались пробные раздражения, нет никаких оснований. Колебания в раздражительности вырезанного нерва могут происходить, как известно, независимо от раздражения и прежде всего под влиянием его поперечного разреза. Затем,

как сейчас был случай это заметить, мы не в состоянии каждый раз по размыкании поляризующего тока сказать, возвращается ли при этом ему вся проводимость, или она некоторое время остается все пониженной и притом в неизвестной нам степени. Наконец, очевидно, что с течением опыта после все новых и новых пробных тетанизаций собственная сократительность мышечного препарата должна, вследствие утомления, все падать. Вмешательство в показания его двух последних условий совершенно ясно видно из сравнения двух следующих кривых одного и того же опыта.

Кривая *5* записана в 2 ч. 40 м. дня, а кривая *6* в 6 ч. 45 м. За весь этот промежуток времени на нерв действовало непрерывно раздражение. Можно было бы приписать разницу в высоте кривых падению раздражительности нерва; но на деле причина лежала в большем утомлении мышцы во втором случае.

В этом я мог убедиться, когда раздражение было приложено не к нерву, а прямо к мышце: при прямом раздражении она сокращалась так же слабо, как и с нерва, сокращалась слабо и при очень сильных раздражениях. На последней кривой, кроме того, видно, что в серии ее отдельных тетанусов последующие из них становятся все слабее и слабее, обнаруживая тем все большее и большее истощение мышцы. Между тем на предшествующей кривой мы наблюдаем как раз обратное отношение: отдельные тетанусы становятся последовательно все несколько энергичнее. Причина тут может лежать лишь в постепенном оправлении от поляризации нерва как проводника.

Ввиду такой невозможности судить за большие промежутки времени об изменениях в раздражительности нерва по виду мышечных кривых, большая часть опытов производилась без миографических приемов. Для нас важно было только каждый раз констатировать одно: сокращается ли мышца от продолжающегося раздражения нерва, когда открыт доступ раздражению к мышце? В протоколах опытов

тогда отмечалось только, есть тетанус или нет. Если он наступал не сразу, то добавлялось это обстоятельство. Таким образом, миография не представлялась необходимою при всяком опыте, а между тем при ней опыт усложняется значительно и представляет трудности для заключения препарата во влажную камеру. Поддерживать же нерв всегда достаточно влажным является при таких опытах продолжительного раздражения, конечно, самым первым условием. Для этого нервно-мышечный препарат помещался в небольшую влажную камеру, изредка, по мере кажущейся надобности, смачивался раствором 0.6% поваренной соли. Изредка смачивалась и мышца. При смачивании нерва обращалось особенное внимание на то, чтобы не сдвинуть его и тем не изменить его положения на раздражающих электродах. Поэтому, если последние были в опыте глиняные (неполяризующиеся), то смачивались обыкновенно раствором NaCl они, а не самый нерв. По отношению к этим условиям приходилось быть очень внимательным, так как большинство таких опытов производилось в довольно жаркие июньские дни: стоило 5, 10 мин. нерву остаться недостаточно влажным, чтобы дальше опыт стал невозможным.

В опытах чистых конец опыта вызывался или тем, что мне самому надо было прекратить опыт, или тем, что нерв переставал действовать на мышцу. В последнем случае исследовалось, утрачена ли раздражительность нерва только в раздражавшемся участке нерва или и по остальной его длине, т. е. он оказывался весь мертвым. Если принять во внимание время года, когда производились эти опыты (конец мая и июнь), то оно должно быть признано невыгодным для продолжительной жизненности вырезанного нерва, помимо того раздражался он или нет. Следовательно, оставляя в стороне случаи, когда смерть нерва имела основания быть отнесенной к высыханию его (стало быть, нечистые опыты), и в опытах чистых скорая сравнительно смерть нерва (через час, два) могла быть только с большой осторожностью приписана тому

обстоятельству, что наступление ее ускорено продолжительным раздражением. Ввиду этого соображения я иногда поддерживал температуру во влажной камере более низкой, чем она была в лаборатории. Для этого во влажную камеру ставилась холодильная смесь (лед с поваренной солью). Этим путем я мог в жаркие июньские дни понижать температуру влажной камеры до 18—20° С, что для моих целей было совершенно достаточно. Это условие для продолжительности и правильности опыта оказывалось выгодным.

В случае обнаружившейся недеятельности нерва по отношению к мышце требовалось еще отличать его действительную смерть от кажущейся. Для этого такой нерв обыкновенно оставлялся на некоторое время (на полчаса или на час) в совершенном покое на обеих парах электродов, а потом после отдыха снова исследовалась его раздражительность.

Говоря вообще, если были выполнены предосторожности против высыхания нерва, сильной поляризации и неумеренного раздражения его, нам чаще всего приходилось самим прекращать опыты, реже вследствие кажущейся его смерти, полной или местной. Но даже и в этих редких случаях, по соображению всех обстоятельств, большею частью причину приходилось предполагать скорее в несовершенном выполнении тех или других требований опыта, чем в действительном утомлении или истощении нерва продолжительным его раздражением.

Для решения нашего вопроса важны опыты с положительным результатом. Такие опыты составляли общее правило; раздражение поддерживалось, за исключением известных коротких пробных моментов в иных опытах до 6 час. кряду, и нерв все оказывался способным действовать на мышцу. Сократительность последней за это время, вследствие ее пробных тетанизаций, падала очень сильно, в чем убеждало прямое раздражение ее; следовательно, сравнительная энергия сокращения не могла служить ничуть мерой возбудительности нерва в начале и конце опыта, но один тот факт, что нерв

с одного и того же пункта продолжал все действовать на мышцу, уже сам по себе достаточен и убедителен для заключений. В самом деле, пусть функциональная деятельность нерва в конце опыта значительно понижена; но если принять во внимание, что это понижение должно быть распределено на промежуток времени в несколько часов, то неизбежен всетаки вывод, что если в нерве и развивается утомление, то так медленно и в такой слабой форме, что утомляемость нерва не может итти ни в какое сравнение с мышечной утомляемостью, и о ней современные наши представления по этому предмету не дают ни малейшего понятия.

Если мы сопоставим теперь последние опыты с опытами гальванометрическими и телефоническими, то мы найдем полное сходство результатов тех и других по отношению к нашей задаче. По отношению к последней, стало быть, можно следовать обычаю современной физиологии и для суждения о функциональных действиях нерва вместо показаний мышцы применять его электрические действия на гальванометре (или телефоне), что гораздо удобнее, конечно.[1] Затем, ввиду этого тождества результатов, мы должны признать, что никаким из возможных способов нам не удалось найти какого-либо определенного признака утомляемости нерва-ствола. Поэтому следующий вывод нам кажется совершенно естественным и неизбежным следствием полученных нами фактов: *утомляемость нерва представляется фактически свойством, совершенно недоказанным, и современные представления по этому предмету оказываются несоответствующими делу.*[2]

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 152.

[2] Едва ли здесь есть надобность к оговорке, что под словом «утомляемость» у нас разумеется только то, что функционально и неизбежно связывает раздражение и истощение нерва, а не те побочные расстройства в его деятельности, которые вносятся некоторыми раздражителями (электротонические явления при электрическом раздражении, структурные повреждения при механическом и химическом) и которые иногда тоже (и неправильно) обозначаются этим словом.

Но, повидимому, есть возможность сказать и более. Принимая во внимание, что в наших опытах вырезанный нерв иногда в течение 9 час. непрерывно раздражался и функционировал и продолжал бы неизвестно какое время действовать таким же образом и вперед, мы можем с большей вероятностью допустить, что в *нормальных условиях нерв-ствол совершенно неутомляем*. Как бы медленно ни совершался в нем естественный питательный обмен, но он, очевидно, всегда с избытком должен покрывать и выравнивать те невообразимо ничтожнейшие по количеству химические его траты, каковые могли бы быть связаны с его функциональной деятельностью и в какой мере лишь они могут быть допущены на основании изложенных здесь опытов. В самом деле, предположим, что при прохождении каждого импульса через данный поперечный разрез вырезанного нерва тратится без соответственного восстановления некоторое количество входящего в его строение вещества. Это количество должно быть, очевидно, бесконечно ничтожным, если запаса его в нерве хватает на покрытие всех расходов в течение многих часов и в конце опыта остается все еще, неизвестно какая, но во всяком случае большая, часть нетронутой и неизрасходованной. Куда и как удалялись бы продукты траты нервного вещества из вырезанного нерва или они оставались бы на месте, не мешая своим накоплением дальнейшему его действию,— это вопросы, уже более отдаленные для нас, когда нам и первый вопрос представляется совсем нерешенным. Даже ввиду отсутствия каких-либо признаков истощения нерва при необычайно долгом раздражении, вопрос может быть поставлен в такой форме: утомляется ли действительно нерв при своей деятельности и связано ли с его функциональной ролью какое-либо глубокое окончательное изменение его химической натуры вроде того, что доказано для мышечной ткани?

По настоящее время не удалось найти никаких твердых указаний, которые говорили бы о существовании и участии

химических превращений при деятельности нерва. Функе утверждал, что после напряженной деятельности нерв обнаруживает кислую реакцию, но если бы этот факт и не отрицался последующими исследователями (Гшейдлен, Гейденгайн), то из него еще нельзя извлечь никаких определенных заключений, как это можно видеть и по учебнику физиологии Функе в издании Грюнхагена.[1] Ничтожное снабжение кровью нервных стволов, и только больших, дает намеки в том смысле, что функциональные химические изменения нервного вещества, если и существуют, то они должны быть незначительны. О том же говорит и тот факт, что при внимательном исследовании вопроса, не связано ли с деятельностью нерва развитие тепла, такими исследователями, как Гельмгольц и Гейденгайн, получались постоянно отрицательные результаты. Следовательно, при современном состоянии знаний мы должны заключить, что если с возбуждением нерва и связаны глубокие изменения в его химизме, то они могут быть в количественном отношении только крайне слабыми. Мы могли бы ожидать их по аналогии с мышцей, но самая эта аналогия должна быть проведена более уверенно и доказательно, чем это возможно теперь.

Затем можно было бы ожидать ответа в положительном смысле из теоретических соображений, если бы было доказано, что при движении возбуждения по нервному стволу возбуждение это лавинообразно нарастает, как представлял себе дело Пфлюгер, или по крайней мере оно при передаче по стволу дальше и дальше не испытывает ни малейшей степени ослабления в силе. Однако ни то, ни другое бесспорно не установлено, а первое даже совсем сомнительно. Если приводились указания в пользу лавинообразного нарастания возбуждения, то им, как известно, дано теперь совсем другое толкование, и в противовес им существуют с другой стороны наблюдения, свидетельствующие об ослаблении, об убыли

---

[1] Funke's Lehrbuch der Physiologie. 6-te Aufl., I, S. 470.

возбуждения при движении его по нерву. Дюбуа-Реймон исследовал, какое влияние имеет удаление места раздражения от места отведения на силу отрицательного колебания. Оказалось, что при этом не происходит убыли в той сильной мере, как это наблюдается при электротоне с удалением от поляризующих электродов, но вообще при раздражении удаленного места нерва получались отрицательные колебания, более слабые, чем при раздражении ближе к отводящим электродам. Объяснить этот результат наблюдений Дюбуа тем же обстоятельством, как и совершенно противоположный вывод Пфлюгера, т. е. изменениями раздражительности нерва в разных участках его длины, как это и делает Бернштейн, едва ли представляется убедительным. Если Бернштейн с своей стороны истину видит в середине между двумя этими противоположными взглядами и принимает, что в свежем, неповрежденном нерве возбуждение распространяется по длине нерва без изменения в силе, то опору своему мнению он находит только в одном гальванометрическом факте — равенстве обоих фазовых токов на гальванометре при отведении к последнему 2 симметричных точек продольной поверхности нерва, недеятельных в электродвигательном отношении. Насколько этот факт убедителен, насколько при данной чувствительности гальванометра и небольшой длине отводимых к нему участков нерва его показания могут ручаться вообще за совершенное равенство первой и второй фаз, за полное неубывание в силе возбуждения при переходе от первой точки ко второй, в обсуждение всего этого входить здесь было бы неуместно. Насколько этот факт может быть противопоставлен первому наблюдению Дюбуа, или, наоборот, не должны ли мы от наблюдаемого на поврежденных так или иначе нервах даже резкого уменьшения в силе отрицательного колебания с удалением от места раздражения предположить кверху целый ряд постепенных градаций до неуловимости при наших современных средствах, — это тоже вопрос будущего. Мы заметим только с своей стороны, что мнение, по которому возбуждение,

распространяясь по нерву, должно сохранять абсолютно одну и ту же величину, такое мнение нам кажется трудно допустимым с какой бы теоретической точки зрения мы ни смотрели на распространение процесса возбуждения по нерву. Будем ли мы представлять себе при этом химический процесс последовательных взрывов какого-то вещества нервного волокна или только физический процесс передачи молекулярного движения на манер тепла в согреваемом теле или звука в воздухе, к чему более склоняется сам Бернштейн, — все равно трудно допустить, чтобы возбуждение по длине нерва не убывало и не увеличивалось в своей величине. Экспериментально, как мы видим, дело представляется весьма спорным. Хотя на основании наших опытов с крайне продолжительной неутомляемостью нерва и способностью его передавать одновременно раздражения из двух разных точек и с разным периодом импульсов, мы и были бы расположены более высказаться за возбуждение и проведение нерва как за чисто физические процессы и за вероятность некоторой убыли его в силе при передаче на новые и новые точки нерва, однако бесспорных доводов в пользу этого мнения мы привести не в состоянии. В настоящий момент мы желаем только указать, что описанные нами сейчас опыты, правда, представляются весьма парадоксальными и совершенно противоречащими существующим взглядам на утомляемость нерва, как живой ткани вообще, но они, как нам кажется, не становятся в явное противоречие с другими основными фактами физиологии нерва и могут быть примирены с некоторыми теоретическими представлениями о сути функциональных процессов в нерве.

Затем задачу этих опытов мы не считаем законченной в данном виде.

Раздражение нерва у нас поддерживалось непрерывно иногда 9 час. кряду, и он все оставался деятельным. При таком положении дела мне не казалось особенно важным продолжать опыты еще дальше. В самом деле, пусть нерв не

только после 9, но и после 24 час. не обнаруживал бы признаков истощения. Такой факт не прибавлял бы по сути ничего нового к тому, что нами уже получено. В самом деле, теоретический интерес вопроса об истощении нерва, о расходовании им при деятельности запаса потенциальных сил, как говорят иногда, столько же удовлетворяется на наш взгляд непрерывным раздражением в течение 9 час., как и в продолжение суток. Имеющиеся уже опыты заставляют думать, что если вырезанный нерв ставить в благоприятные условия (достаточная влажность, умеренная сила раздражения), то он будет функционировать без заметных признаков утомления вплоть до смерти. Если это так и если у нас в руках нет меры для прямой раздражительности нерва, то, очевидно, интерес исследования сосредотачивается не на том, чтобы нерв раздражался к ряду сутки и дольше и все-таки сохранял раздражительность, а на решении вопроса, как непрерывное раздражение нерва отражается на его жизненности, насколько оно ускоряет его умирание и ускоряет ли действительно или, наоборот, не замедляет ли естественное наступление этого процесса.

Как ни странною может казаться постановка вопроса в последней форме, но, ввиду большой парадоксальности наблюдаемых фактов и некоторых соображений, она не представляется нам заранее осужденным абсурдом.

Когда ставится вопрос, как он сейчас поставлен, он может быть решен только большим количеством сравнительных опытов. Нужно каждый раз брать 2 одинаковых (симметричных) нерва от одного и того же животного, сличить предварительно их раздражительность (насколько это возможно и убедительно при наличных средствах сличения) и затем один из нервов — в одном опыте менее раздражительный, в другом, напротив, более раздражительный, — нужно подвергнуть действию продолжительного раздражения, а симметричный оставить в покое при совершенно педантически тех же прочих

равных условиях. Затем, когда после многих часов опыта первый нерв откажется служить, следует обратиться ко второму и удостовериться, сохранил ли он за это время свои жизненные свойства или тоже умер. По отношению к первому нерву необходимо добавить еще одну пробу, именно — констатировать, есть ли его смерть действительная или кажущаяся, от которой он мог бы оправиться продолжительным отдыхом. Если бы оказалось последнее, то, очевидно, полезно испробовать снова его продолжительное раздражение и снова сличить со вторым нервом, если он уже ранее не найден мертвым.

Такие сравнительные опыты были начаты мною, но они пока делались в небольшом числе и не дали решительных результатов ни в том, ни в другом смысле. Самая большая их трудность заключается в том, что при таких продолжительных опытах, как они должны быть по сказанному, крайне нелегко выполнить все время условие caeteris paribus для обоих препаратов и вместе с тем нужно быть все время настороже, чтобы поляризующие (да отчасти и тетанизирующие) токи для первого нерва находились в известных пределах. Чтобы ставить оба препарата в возможно одинаковые условия, я обыкновенно и для второго из них делал такие же глиняные электроды, как и для первого, помещал его на них таким же образом, и, если смачивался раствором 0.6% NaCl один из них, то смачивался тотчас же и другой. Как сказано, таких опытов было произведено еще очень мало, и не все они проведены совершенно чисто, поэтому решительный ответ они дать теперь не могут. Но, несмотря на требуемую ими тягостную продолжительность и напряженную зоркость в выполнении, такие сравнительные опыты должны быть выполнены впоследствии ввиду их высокого интереса. Только ими могут быть разрешены вопросы, утомляется ли действительно сколько-нибудь нерв, связана ли его функция с расходованием его собственных потенциальных сил, с химическим изменением его собственной химической структуры. С разреше-

нием последних вопросов, равно как и вопросов о подвижности молекул нервного вещества, их способности к сложным колебаниям и пр., можно надеяться получить новые и плодотворные данные для теоретических построений и гипотез о сути нервного возбуждения и проведения, об участии в этих функциональных процессах нерва тех или других известных деятелей.



ГЛАВА ТРЕТЬЯ

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД НЕРВНЫМИ ЦЕНТРАМИ

Хотя наблюдений, относящихся к данному предмету исследований, существует не так много, чтобы они могли требовать особой главы, тем не менее, согласно первоначальному плану, они выделяются в особую главу, ввиду обособленности их предмета.

Ближайшей задачей применения телефона в этой области служил для нас вопрос о периодике нервных центров. Опыты двух предыдущих глав показали, что судить прямо по периодике естественно сокращающейся мышцы о периодических процессах центральной иннервации невозможно в настоящее время. Поэтому всякая возможность стать в более непосредственное отношение к этим процессам должна представляться весьма желательной. И если бы телефон оказался приложимым и в этой новой области, то его показания могли бы иметь интерес не только по отношению к этому частному вопросу, но, может быть, через это открывался бы новый путь для решения и других вопросов центральной иннервации.

Результат наших попыток применить телефон в этом направлении сводится к следующему: токи действия нервных центров возбуждают телефон ощутимым образом; но показания его здесь, при настоящей его чувствительности, не настолько выразительны, чтобы они могли стать сразу предметом детальных исследований.

Этот результат объясняет, почему опытов было произведено не так много, как требовала того важность предмета исследования: произведенные опыты убедили, что предварительно надобно выполнить техническую задачу — добиться большей чувствительности телефона, и тогда только можно с успехом приступить к дальнейшим исследованиям. Эта техническая задача представляется вперед выполнимой тем или другим путем, но она во всяком случае требует немало времени и пробных конструкций.

Однако один факт возможности применения телефона к исследованию явлений данной области заслуживает уже сам по себе того, чтобы изложить его хотя бы в общих чертах.

Когда ставится в первый раз опыт применения телефона к исследованию токов действия центральной нервной системы, то, конечно, является самою естественною мысль перенести на него те явления, которые наблюдаются и исследованы гальванометрически. Теперь эти явления можно наблюдать на гальванометре с такою же уверенностью, как известную форму «насильственных движений» по снесении известных частей мозга, и в таких точных методических условиях, какие существуют по отношению к электрическим явлениям мышцы и нерва. Именно, 2 года тому назад проф. И. М. Сеченовым было найдено,[1] что если вынуть у лягушки продолговатый мозг вместе со спинным из позвоночника и отвести его к гальванометру по обыкновенным правилам отведения для мышц и нерва, то на гальванометре от времени до времени, периодически, без всяких искусственных раздражений наблюдаются отрицательные колебания тока отведенного препарата. Это периодическое явление даже на одном и том же препарате варьирует и по распределению во времени и по интенсивности,

---

[1] Setschenow. Galvanische Erscheinungen an der cerebrospinalen Axe des Frosches. Pflüger's Archiv, Bd. XXV, S. 281. — Setschenow. Galvanische Erscheinungen an dem verlangerten Marke des Frosches. Pflüger's Aichiv, Bd. XXVII, S. 524. (См. также: Врач, 1882).

но оно имеет общий характер всех отрицательных колебаний и (как доказано в цитированном исследовании с убедительностью, существующей для аналогичных явлений мышцы и нерва)[1] может быть приведено в связь с периодическими возбуждениями, возникающими в продолговатом мозгу. Оно вызывается и рефлекторным путем (раздражением n. n. ischiadici, выпрепарованных в связи с мозгом) и вызывается даже более постоянно, чем рефлекторное сокращение с того же самого центрального аппарата. Когда оно наступает без искусственных раздражений, оно носит у автора название «спонтанных разрядов», ввиду взрывчатого характера всего процесса. Для нас важно еще к этому добавить, что, прежде чем установится описанная форма явлений, данный препарат вскоре по наложении свежего поперечного разреза обыкновенно представляет постоянное и довольно быстрое падение начального отклонения с заметными толчками или ускорениями (в смысле компенсирующего тока). Общая картина и сопоставление этих последних наблюдений с первыми приводит к мысли, что они также могут быть рассматриваемы как выражение своего рода непрерывного возбуждения на свежем препарате. Эту стадию явлений мы будем обозначать дальше как *первую* в отличие от *второй,* когда явления получают типичный характер отрицательных колебаний с большими паузами между ними.

Понятно, ввиду сейчас сказанного, что для нас первая задача применения телефона в этой области должна была заключаться в том, чтобы перенести на телефон те явления, которые были проф. Сеченовым исследованы гальванометрически. Первые мои опыты представляли точную постановку его опытов только с заменою гальванометра телефоном. Поэтому нам здесь нет необходимости входить в описание требующей особенного внимания и деликатности процедуры вскрытия и извлечения мозга, способа отведения его и пр.

[1] Setschenow, op., cit., Pflüger's Archiv, Bd. XXVII, S. 531.

Описание этого сделано подробно в цитированной выше статье,[1] и способ приготовления препарата был заимствован мною непосредственно от автора. Надо только заметить, что в дальнейших опытах, по соображениям, понятным из второй главы, я предпочел брать для телефонических опытов расстояние между отводящими электродами почти вдвое больше, чем это было принято для гальванометрических опытов, так что, в то время как к одному из глиняных неполяризующихся электродов продолговатый мозг прикасался поперечным разрезом по верхней его границе, на другой электрод препарат клался нижней поверхностью перед brachial'ным утолщением или даже за ним.

Хотя о длине волны возбуждения в этих центральных образованиях мы не имеем никакого представления, но практика опытов над нервами подсказала мысль о возможности более выгодного отведения для телефонических целей и здесь, если брать отводимые участки большей длины, чем 3—4 мм, — расстояние, достаточное для опытов с гальванометром. Действительно, увеличение отводимого пространства оказывалось вообще выгодным для наших опытов.

Что касается наблюдаемых в телефоне явлений, то следует прежде всего заметить, что наблюдение дается в настоящее время с большим трудом. Можно иногда приготовить препарат и не заметить никаких действий его на телефоне. Но зато встречаются случаи, когда явления наблюдаются несомненно. Они представляют по звуковому характеру или рокоты или шумы, притом чаще и определеннее наблюдаются первые, чем последние. Когда свежий препарат с свежим поперечным разрезом отведен к телефону, то спустя немного времени можно слышать тихие рокоты, прерываемые сравнительно очень короткими паузами или иногда продолжающиеся некоторое время непрерывно. Замечаются эти явления обыкновенно определенное время по отведении свежего препарата,

[1] Setschenow, op. cit., Pfluger's Archiv, Bd. XXVII, S. 524.

и в общем это время совпадает, повидимому, с первой стадией гальванометрических явлений. Шумы наблюдаются позднее и получаются гораздо труднее. Их ближе всего можно сравнить с коротким и тихим дуновением ветра. Предполагая, что они соответствуют «спонтанным разрядам» на гальванометре, и чтобы определеннее фиксировать их для внимания, я пытался вызывать раздражением. Для этого употреблялись или замыкания и размыкания постоянного тока или умеренная тетанизация. Раздражение прикладывалось к отпрепарованным в связи с мозгом и сложенным вместе обоим бедренным нервам. Теперь иногда при начале раздражения слышались такие же шумы, но вообще наблюдение от этого выигрывало немного.

Ввиду недостаточной выразительности описанных наблюдений на лягушке, я решил поставить еще опыты над теплокровными. В центральных нервных аппаратах этих животных совершаются более энергичные процессы, и можно ожидать, что их гальванические действия на телефон скажутся яснее. В этих пробных опытах обнажались (кролик, собака) или продолговатый мозг или гемисферы, и в них вводились на расстоянии 1—2 см 2 иглы, которые и должны были производить отведения к телефону. Места введения игол вообще разнообразились, и каждый раз обращалось особое внимание на их изоляцию от соседних тканей. Наблюдаемые явления были те же, что и на лягушке, и в форме немного более интенсивной, т. е. или шумы или рокоты. В некоторых случаях условия наблюдения были таковы, что отнести телефонические звуки к каким-либо сторонним действиям на телефоне, напр. со стороны мышечной или сосудодвигательной системы, не представлялось никаких оснований. Так, напр., в одном опыте на собаке при отведении от гемисфер слышались периодически рокоты через паузы гораздо более длинные, чем это могло бы соответствовать периодам сердечным или дыхательным. При раздражении центрального конца бедренного нерва, когда животное представляло энергичные общие дви-

жения, эти периодические рокоты, напротив, исчезали, и телефоническое явление за это время было нуль [4]. Правда, Моссо [1] наблюдал, между прочим, периодические колебания в кровяном давлении и объеме головного мозга, которые представляли периоды, гораздо более продолжительные, чем периоды пульсовые или дыхательные. Но и ставить наблюдавшееся нами звуковое явление каким-либо образом в зависимость от этих, моссовских, периодов и возможных отсюда механических, а через то и электрических изменений в условиях отведения, нет серьезного повода. Эти колебания длинного периода развиваются у Моссо настолько медленно и постепенно, что они обнаружить себя в телефоне не имеют ни малейшего шанса, если уже довольно быстрые и энергичные пульсовые колебания не производят в нем никаких эффектов, как видно по отсутствию в нем звуков соответственного им ритма. Следовательно, оставалось только производить данное явление от токов действия центральных нервных образований в зависимости от их возбуждения.

Что касается вопроса, насколько нормально происхождение возбуждений в данном случае, как и в других, или оно вызывается условиями эксперимента, то ответ на это для нас пока не особенно важен. По отношению к этому частному случаю можно только заметить, что рокот наблюдался периодически и с одинаковым характером настолько долго, что самое явление и исчезание его при раздражении бедренного нерва были констатированы ясно не только лично мною, но и другим лицом, бывшим в лаборатории во время опыта.. Стало быть, ставить происхождение описанного явления в зависимость от преходящих влияний поранения мозга прямо или косвенно едва ли было бы вероятно на этот раз. В иных опытах с такой вероятностью сказать этого было нельзя, но так как для наших пробных опытов служило задачей констати-

---

1 Mosso. Ueber den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn Leipzig, 1881, S. 104—118.

ровать факт и общий характер действия возбуждения нервных центров на телефон, то предварительно вопрос о нормальности или ненормальности этих процессов возбуждения мог быть оставлен в стороне. Ввиду этого для нас самое важное условие опыта заключалось в том, чтобы не впасть в ошибку от вмешательства в наблюдение побочных действий. Поэтому серьезное значение давалось только тем показаниям телефона, которые не совпадали ни с сосудодвигательными, ни с мышечными явлениями на животном. Вмешательство последних явлений в эти наблюдения становилось, впрочем, уже маловероятным на основании прежних опытов над мышцами на целом животном: там можно было отводить недеятельную мышцу, лежащую рядом с сокращающейся, и не получить от нее никаких звуков в телефоне. Наконец, главный довод в наших глазах за подлинность явлений, наблюдавшихся на теплокровных, составляло сходство их с явлениями, наблюдаемыми на вынутом из позвоночника мозге лягушки, где уже о вмешательстве побочных действий на телефон не могло быть и речи.

Таким образом, все эти опыты в целом оставили в нас убеждение, что токи действия нервных центров в состоянии действовать на телефон. По отношению к периодике нервных центров эти опыты дать в настоящее время ясного ответа не могут. Наблюдаемые явления или так слабы или представляются в такой неопределенной по своей природе форме, каково звуковое явление рокота, что обсуждать их с этой стороны было бы преждевременно. Но самый факт возможности наблюдать явления уже при настоящей чувствительности телефона позволяет ожидать от него многого для этой малоизученной и малодоступной области, и поэтому он казался нам заслуживающим того, чтобы сообщить о нем и в этой его предварительной форме.

В заключение мне остается только резюмировать главные выводы этих исследований.

1. Телефон представляет собою настолько чувствительный гальваноскоп, что токи действия, сопровождающие возбуждение мышцы, нерва (искусственное) и нервных центров, вызывают в нем доступные уху звуки.

2. В этой роли телефон значительно расширяет область физиологического исследования, позволяя, с одной стороны, наблюдать не только на мышце, но и на нерве гальванические эффекты возбуждения при одиночных раздражениях, а с другой стороны, изучать периодику тетанического возбуждения и опять не только на мышце, но и на нервах и нервных центрах, где без него исследование периодики было бы совершенно недоступно.

3. Есть граница в способности мышцы вибрировать соответственным раздражению числом колебаний. За этой границей, как правило, она издает низкий тон (шум), сходный с тоном естественного сокращения.

4. Явления, наблюдаемые за названной границей и около нее, побуждают приписать мышце некоторые свои условия периодики.

5. Искусственное воспроизведение мышечного сокращения с характером естественного (волевого) получается вообще при очень большой частоте колебаний раздражающего тока, а не при 18—20 в 1 сек., как можно было ожидать по общепринятому учению.

6. Периодика мышечного возбуждения не всегда совпадает с периодикой нерва, а потому по периодике мышцы не всегда можно заключать о точном периоде не только нервных центров, но даже и нервного ствола.

7. В нерве обнаруживается настолько продолжительная и неожиданная неутомляемость, что возникает вопрос, способен ли он вообще утомляться под действием возбуждения.

8. Способ Бернштейна к временному предохранению мышцы от раздражений, приложенных к нерву, должен получить необходимую поправку.

9. Отведение препарата к гальванометру или телефону по

отношению к униполярным раздражениям эквивалентно в известной степени отведению его к земле.

10. Гальванометрические наблюдения отрицательных колебаний нервного тока при продолжительном раздражении обнаруживают явления, которые требуют внимательного изучения влияния поперечного разреза места отведения на величину и знак гальванометрических показаний.

11. Телефонические наблюдения токов действия не связаны неизбежно с вопросами о покоящихся токах; они идут на нерве даже успешнее при отведении однородных точек продольной поверхности. Это обстоятельство увеличивает существенно круг вопросов, доступных телефоническому исследованию.

Считаю своим долгом выразить здесь мою глубокую благодарность многоуважаемому профессору Ивану Михайловичу Сеченову за те теоретические и экспериментальные средства, которыми я обязан ему как в настоящей работе, так и вообще в своем научном образовании.

Примечания к кривым

Кривые читать слева направо. Средняя скорость вращения: 1 см = 1.6 сек. В каждой кривой верхняя линия — миографическая, нижняя отмечает размыкания (поднятие) и замыкания (опускание) постоянного тока, поляризующего нерв перед мышцей. Колебания в верхней кривой без соответствующих им колебаний в нижней связаны с закрываниями и открываниями ключа во вторичной (раздражающей) цепи.

1 кривая записана через час от начала раздражения, через полчаса после 4 кривой. Отстояние вторичной спирали 25 см. Поляризующий ток восходящий, 100 мм.

2 кривая записана через час от начала раздражения, через 25 мин. после 3 кривой. Вторичная спираль при 22 см. Поляризующий ток восходящий, 400 мм.

3 кривая записана через 35 мин. от начала раздражения. Вторичная спираль при 22 см. Поляризующий ток восходящий, 700 мм.

4 кривая записана через 30 мин. от начала раздражения. Вторичная спираль при 25 см. Поляризующий ток нисходящий, 100 мм.

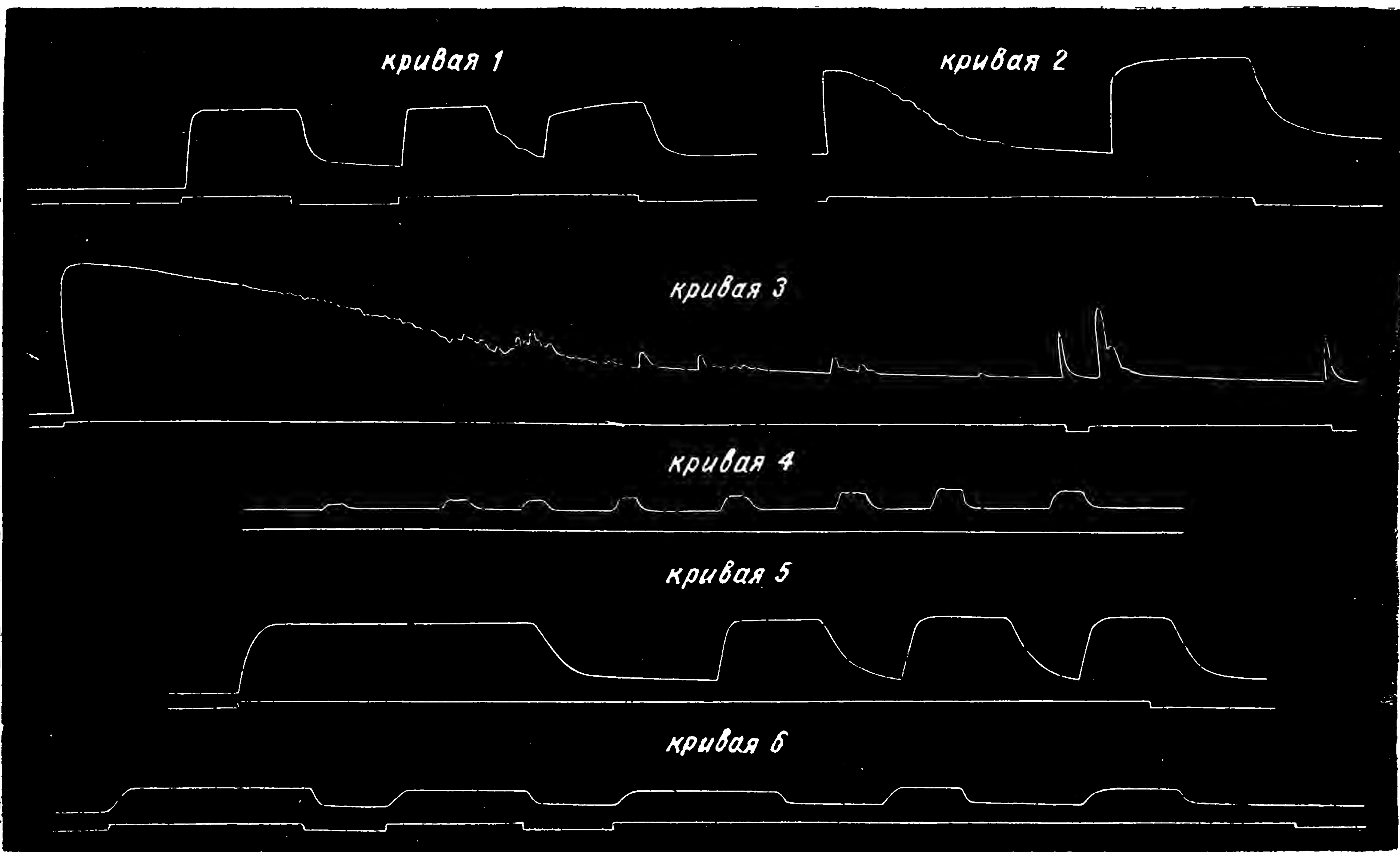


Рис. 13.

5 кривая записана через 2 часа от начала раздражения. Вторичная спираль при 25 см. Поляризующий ток восходящий, 300 мм.

6 кривая записана через 6 час. от начала раздражения, через 4 часа после 5 кривой. Вторичная спираль при 20 см. Поляризующий ток нисходящий, 250 мм.

NB. Перед этим была недостаточная поляризация, и мышца сильно истощена фибриллярными сокращениями, что доказывается ее прямым раздражением.

О СООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ РАЗДРАЖЕНИЕМ И ВОЗБУЖДЕНИЕМ ПРИ ТЕТАНУСЕ [5]





ПРЕДИСЛОВИЕ

Исходным пунктом для настоящих исследований послужило сделанное мною наблюдение, что при известных условиях ослабление тетанического раздражения, действующего на двигательный нерв, сопровождается усилением мышечного сокращения и, наоборот, усиление его ведет к расслаблению мышцы. Этот факт становился в противоречие и с общепризнанными правилами, определяющими зависимость между величиною раздражения и величиною эффекта, и с вседневной физиологической практикой, которая всегда рассчитывает достигнуть более интенсивного эффекта приростом силы раздражения. Поэтому настоятельно требовалось установить прежде всего самый факт, столь парадоксальный, представлявший, однако, в моих опытах большое постоянство, наблюдавшийся потом мною и на секреторных нервах слюнной железы, возможный, следовательно, и для других родов нервов. Установлению этого факта на обыкновенном нервно-мышечном препарате и посвящены здесь главы I и III изложения.

Ближайшая затем задача должна была заключаться в разрешении вопроса: где создаются условия для этих парадоксальных явлений: в нерве ли, который подвергается раздражению, или в мышце, на которой наблюдаются эффекты? Разрешение этого вопроса представляло для меня лично особый интерес еще ввиду того, что рассматриваемые явления оказывались стоящими в некотором отношении к утомлению, —

условия для них развиваются с ходом тетанического раздражения; между тем, по моим прежним опытам,[1] которые успели уже найти подтверждение со стороны и некоторых других исследователей (Геринг, Боудич),[2] сам нерв, даже при крайне продолжительной деятельности, не обнаруживает утомления.[3]

---

[1] Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах. С.-Петербург, 1884.

[2] Hering, Sitzungsber. d. Wien. Akad., 1884, 3 Abt., S. 154.— Bowditch, Journ. of physiology, 1885, p. 133.

[3] Германн в только что вышедшем «Jahresber. über d. Fortschritte d. Anat. u. Physiologie» (Bd. XIII., Liter. 1884, S. 21), реферируя мое предварительное сообщение по этому предмету (Centralbl. für d. medic. Wissensch., 1884, № 4) и заканчивая его словами, что «является таким образом сомнительным, что нерв *вообще* утомляется», прибавляет к этому в скобках замечание от себя: «уже референт сомневался в этом. Ср.: Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 135».

Это замечание может произвести на читателя такое впечатление, что я как будто, намеренно или нет, игнорировал некоторый приоритет референта, заключающийся в каких-либо специальных наблюдениях или теоретических предвидениях. Это тем более странно, что и я цитирую в своем сообщении страницу, указанную референтом. Поэтому я пользуюсь этим первым случаем, чтобы сделать разъяснение.

На указанной стр. Германн излагает известные опыты сравнительного утомления мышцы и нерва, по Бернштейну, из которых выходит, что нерв утомляется медленнее, чем мышца. К этому он замечает дальше: «Нельзя забывать, что эти данные относятся только к раздражаемому прямо участку нерва; так как нерв работает только возбуждаясь не прямо, то заслуживает большего интереса утомление чрез простое проведение, но оно еще не исследовано. Было бы *мыслимо,* что все явления утомления в *нормальном состоянии* покоятся только на утомлении органов, связанных с нервом, а не на утомлении самих волокон, посредствующих между ними».

Легко видеть, что это предположение Германна не выходит за пределы выводов из опытов Бернштейна и не выражает никаких сомнений в принципиальной способности нерва не утомляться при деятельности (к чему ведут наши опыты, в которых *выпрепарованный* нерв раздражался непрерывно 6—8 час., не обнаруживая истощения), а относятся лишь к тому, что явления утомления в организме нормально сводятся, может быть, к утомлению только концевых аппаратов, а не нервных волокон, к ним идущих.

Да и самый занимающий нас здесь факт был замечен мною во время моих дальнейших исследований по вопросу от утомляемости нерва. Ввиду всего этого, я должен был с особым вниманием остановиться над выяснением того, что́ падает в этих явлениях на долю нерва, что́ — на долю мышцы. Отно-

---

Так далеко «сомневался» Германн, и нетрудно заметить, что между этими сомнениями и тем нашим выводом, где речь идет об утомлении нерва «вообще» и по поводу которого он напоминает о своих сомнениях, есть громадная разница по сути дела. Из одного вытекает сомнение в том, даны ли вообще в нерве в зависимости от его деятельности условия для утомления, а из другого следует только усомниться, представляется ли нерву, в нормальных условиях его деятельности, случай проявить свою способность утомления, но самая способность утомления еще не подвергается сомнению.

Смотря по тому, примем ли мы вопрос в первой или во второй форме, вытекающие из него дальнейшие теоретические соображения об интимном характере возбуждения нерва и проведения по нему получаются далеко не одинаковые.

Если мы ответим на вопрос в такой форме, что нерв вообще неутомим при деятельности, тогда вовсе не требуется с деятельностью нерва связывать представление о химических затратах и превращениях в нем, тогда становится возможным рассматривать эту деятельность как чисто физический процесс передачи некоторой формы молекулярного движения. Так дело, ввиду новых опытов, понимаем не только мы («Телефонические исследования», стр. 118—121) [*128—130*], но и Боудич в цитированной сейчас статье. Грюнхаген в последнем издании (1885) учебника физиологии Функе (Lehrbuch der Physiologie, Bd. I, S. 527), хотя еще допускает в нерве при деятельности «чрезвычайно незначительные» химические превращения, однако излагавшиеся затем в прежних изданиях рассуждения о неизбежности химических затрат, сопровождающих деятельность нерва, он заменяет теперь указанием на результаты наших опытов. Следовательно, он также видит значение опытов с этой стороны и возможность разрешения вопроса в этом направлении.

Если же высказать, как это делает Германн, предположение, что в явления утомления организма нерв как проводник может быть и не замешан нормально, то насколько этим не подвергается принципиально [сомнению] способность нерва к утомлению, настолько же не возбуждается и других, связанных с этим вопросов.

В этой существенной разнице положения дела, вероятно, не выразит сомнения и сам Германн.

сящиеся сюда опыты составляют предмет IV главы. Они доказывают, что причина явления лежит не в нерве; ее надо искать или в мышце самой по себе, или взятой с ее нервными окончаниями. Последняя дилемма не разрешается так просто прямым опытом, как это могло бы казаться с первого взгляда.

Другие, еще более сложные вопросы возбуждал констатированный факт следующей своей стороной. Уменьшение в силе тетанизирующих индукционных токов вызывает сразу сильное сокращение на мышце, пришедшей уже в более или менее полное расслабление под действием сильного раздражения. Это обстоятельство давало указание на то, что известное быстро развивающееся падение тетануса при сильном раздражении с нерва не может служить выражением истинного утомления мышцы в смысле истощения ее сократительных сил: необходимо было допустить, напротив, что мышца впадает при этом в какое-то *особое состояние,* из которого она сразу, без отдыха, может быть переведена снова к сильной деятельности, лишь только раздражение станет слабее. Поэтому следовало перейти к анализу того, в чем заключается это особое состояние мышцы, и прежде всего попытаться определить, в каком положении находятся тогда ее основные свойства — раздражительность и сократительность, как пребывание ее в этом состоянии отзывается на сохранении ее сократительных сил и способности к последующей деятельности. По самой постановке дела вопросы эти представляют много трудностей. Однако в некоторой степени, приблизительно ответить на них нам кажется возможным уже в настоящее время. Относящиеся к этому данные опытов изложены нами в V, VI и VII главах.

Так как изучаемые здесь явления имеют место при тетаническом раздражении, то можно ожидать, что рядом с силой раздражения они находятся в некоторой зависимости и от частоты или периода раздражения. В самом деле, и этот фактор тетанического раздражения оказался имеющим известное влияние. На общее значение его указывается уже в главе I, но специальному изучению его посвящена глава VIII. Она должна

получить значительный интерес ввиду следующей главы и вообще для выяснения условий развития рассматриваемых явлений.

Понятно, что изучение электрических процессов в мышце и нерве, сопровождающих эти явления, необходимо должно дополнить общий план такого исследования, и притом как гальванометрически, так и телефонически. Когда речь идет о тетанусе, то для изучения периодической натуры внутренних процессов его телефон оказывается самым пригодным орудием. К тому же некоторые частные результаты моих прежних опытов с ним давали мне надежду, что в деле изучения настоящих явлений он может оказать особую специальную услугу. И действительно, только при помощи его становится возможным дать объяснение для этих парадоксальных явлений, открывается возможность свести их к некоторым общим, основным свойствам мышечного (а может быть, и вообще, в той или другой степени, всякого раздражительного физиологического) аппарата, что мы и попытаемся показать в главах IX (изучение электрических явлений) и X, посвященной общему обзору результатов исследования. Чтобы не прерывать порядка изложения и не повторяться, описание приборов, способ их распоряжения и пр.— вообще все, относящееся к методике исследования,— отнесено в особую главу — главу II.

Ввиду того, что по исходному и основному предмету нашего исследования не существует никакой специальной литературы, мы не делаем исторического введения. Насколько в дальнейшем изложении наши факты приходят в такое или иное соприкосновение с данными предыдущих исследователей по разным затрагиваемым при этом вопросам, мы говорим об этом на своем месте, но и тогда часто мы предпочитаем делать это в подстрочных примечаниях, чтобы не прерывать ход изложения частными сопоставлениями или критикой.

В настоящем исследовании я ограничивался исключительно электрическим раздражением по причинам, которые легко могут быть понятны вперед и о которых будет гово-

риться в изложении (глава II). Однако и в этом отношении нельзя считать предмет исчерпанным. Для этого потребуется еще много лет труда и желательны не единоличные силы. Но накопившийся уже в руках экспериментальный материал казался мне столь большим и сложным, что представлялось совершенно необходимым заняться его разработкой и приведением в порядок, тем более, что он уже и в настоящем виде допускал возможность сделать некоторые определенные выводы, после же разработки обещал дать более общие и плодотворные указания для дальнейшего исследования предмета. А последнему открывается очень обширная область, если принять во внимание, что анализируемые здесь на обыкновенном двигательном нерве явления имеют вероятность быть перенесены и на другие роды нервов (секреторные, сосудодвигательные, сердечные и пр.), и с этой точки зрения может быть экспериментально рассмотрена функциональная роль этих последних. Это было бы интересно уже просто в отношении методики раздражения этих нервов, как я мог убедиться при раздражении нервов слюнной железы. Поэтому я позволяю себе опубликовать уже сделанное.

Исследования производились мною в физиологической лаборатории С.-Петербургского университета. Приношу мою глубокую и искреннюю благодарность моему учителю проф. Ивану Михайловичу Сеченову.

Разработку некоторых частных вопросов, имеющих отношение к данному предмету, приняли на себя, по моему предложению, гг. студенты С. Шуенинов и Б. Орнштейн. Подробно работы их будут опубликованы позднее, но я нахожу возможным ссылаться на некоторые результаты их в интересах настоящего изложения, за что и приношу гг. Орнштейну и Шуенинову мою благодарность.

С.-Петербург,
апрель 1886 г.



ГЛАВА I

ИСХОДНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ.— OPTIMUM И PESSIMUM РАЗДРАЖЕНИЯ ПРИ ТЕТАНИЗАЦИИ МЫШЦЫ С НЕРВА

1. Как известно, признается правилом, что высота тетануса растет до известного maximum'а с силою раздражения; наоборот, при ослаблении раздражения она падает в известной последовательности до нуля.[1]

С другой стороны, признается также правилом, что при падении возбудимости или при утомлении мышцы можно снова достигнуть более или менее сильного эффекта, лишь применяя более значительную силу раздражения.[2]

---

[1] Так, в самом позднейшем и систематически проведенном исследовании над отношениями силы и частоты раздражения к кривой тетануса Бор [Archiv für (Anat. u.) Physiologie, Physiol. Abt., 1882, S. 233] говорит, что также и его «опыты дали известный результат, который впрочем *никем и не подвергался сомнению,* что наибольшая высота тетануса (т. е. которой он может достигнуть в каждом отдельном приеме тетанизации) растет до известной границы с силою отдельных раздражающих импульсов» (S. 266).

[2] Так, Германн в «Handbuch der Physiologie» (Bd. I, 1, S. 116) говорит: «экспериментально уменьшение возбудимости (при утомлении мышцы) дает себя знать: большей силой раздражения, которая становится необходимой для того, чтобы вызвать сокращение одинаково сильное или чтобы вызвать одинаково высокое поднятие тяжести (здесь уместно напомнить, что сила раздражения должна быть особенно велика при утомленной мышце в том случае, когда для раздражения пользуются кратковременными токами, как говорилось выше)».

Между тем, тетанизируя мышцу с нерва индукционным током, я мог сделать наблюдение, которое становилось в резкое противоречие сразу и с первым и со вторым положениями, именно:

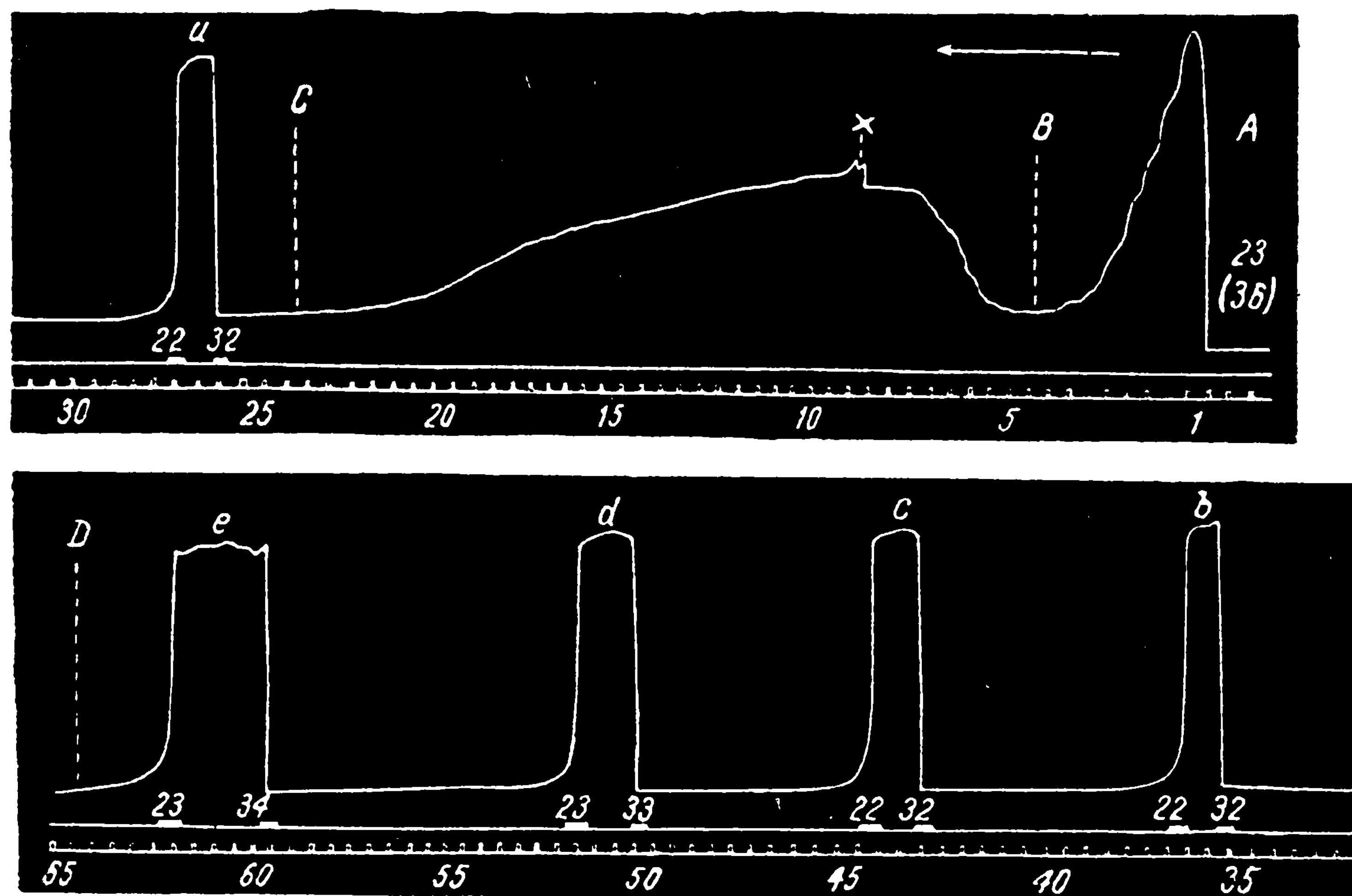
В известных условиях ослабление тетанического раздражения сопровождается тотчас же усилением сокращений, повидимому, утомленной совершенно мышцы, тогда как, напротив, усиление раздражения может вести сразу к падению тетануса.

Опыты показали далее, что правило первое имеет место только по отношению к первым моментам тетанизации мышцы с нерва, и притом мышцы свежей, а затем можно уже всегда найти существующими условия для указанных нами уклонений.

Кривая 1 представляет наглядный пример к сказанному. Здесь при *A* начинается тетанизация свежей мышцы с нерва индукционными токами при отстоянии вторичной катушки от первичной 23 см — большая сила раздражения, если принять во внимание, что первые слабейшие тетанусы получаются для данного препарата при отстоянии вторичной катушки 36 см (цифра, поставленная в начале кривой в скобках под 23).

Мы видим, что тетанус скоро после того, как он достиг своей наибольшей высоты, начинает быстро падать; после некоторого нового его повышения между *B* и *C*, о правильности и значении какового явления речь будет впоследствии, он при *C* упал опять до незначительной высоты; здесь, через 26 сек. (отмечено на 3 линии) после начала тетанизации индукционная спираль отодвигается от первичной с 23 см на расстояние 32 см, и ее передвижение отмечается на второй линии способом, описанным в главе II (§ 14), при помощи сигнала Депрэ белой полосой под цифрой 32. Как видно, это ослабление раздражения сопровождается сразу значительным повышением тетануса (*a*), который снова быстро падает, как скоро индукционная спираль приводится к расстоянию 22 см на этот раз вместо 23, что, как видно, безразлично. Новые тетанические поднятия *b* и *c* получены таким же со-

вершенно передвиганием вторичной спирали. Тетанус *d* вызван отодвиганием на 33 см, тетанус *e* — на 34. Между этими отдельными тетаническими поднятиями в промежутках продолжало все время действовать раздражение или 23 или 22 см.



Кривая 1. Лягушка. M. gastrocnemius с нервом. 1-я линия миографическая, 2-я отмечает время передвижения вторичной спирали белой полосой, третья — секунды. У индукционного аппарата прерыватель Гальске и 2 Даниэля. Цифры над 2-й линией обозначают установку вторичной спирали на показанное ими в сантиметрах расстояние от первичной. Цифра в скобках при начале тетанизации означает то положение вторичной спирали, при котором вызывается слабейший тетанус.

Мы могли бы эту кривую продолжать дальше и снова повторить с тем же результатом этот ряд отдельных проб смены сильного раздражения на слабое.

Итак, из этого примера видно, что некоторые сравнительно слабые раздражения (32, 33, 34 см) дают сильные сокращения, приходя на смену более сильным (22, 23) раздра-

жениям, когда последние успели уже довести мышцу почти до полного расслабления.

2. Если производить на указанный сейчас манер смену силы раздражения во время самого тетанического раздражения в более широких пределах, то можно встретиться с крайне пестрой сменой явлений, как, напр., на кривой 2, где, повидимому, приходится оставить всякую надежду найти законность и постоянство в ходе соотношений между силою раздражения и силою мышечного сокращения. Здесь мы берем для рассмотрения кривую тетануса в то время, когда он значительно упал под действием раздражения 9 см (в начале опыта minimum для тетанизации 24 см); во всей дальнейшей кривой установка вторичной спирали на 9 и 23 ведет к падению его, но в последнем случае после короткого временного повышения: напротив, 15 и 20 дают всегда повышение тетануса, последнее успешнее и продолжительнее в начале, однако и после него 15 временно повышает тетанус; в конце кривой и 17 после 20 ведет к повышению тетануса и, наоборот, 20 после 17 также повышает тетанус.

Однако, как ни пестра кажется эта смена явлений при смене силы раздражения, тем не менее после детального ознакомления с этими явлениями мы будем в состоянии объяснить впоследствии каждый штрих в этой кривой и его место в ряду законосообразно сменяющих друг друга явлений. Нам будет понятно, почему в одних случаях кривая при одной и той же силе раздражения (20) поднимается медленнее, в других быстрей, почему она принимает иногда волнистый характер и пр.

Но предварительно, чтобы ориентироваться в этих явлениях и облегчить описание, нам необходимо сейчас же ввести некоторые термины, детальное определение которых будет дано в начале главы III, теперь же по отношению к ним мы ограничимся общими указаниями.

Если мы обратим снова внимание на кривую 1 от *C* и до конца, то мы можем принять, что теперь для данной мышцы

optimum раздражения лежит при 32—34 см, а 22 и 23, напротив, должны быть рассматриваемы, по сличению с ними, как pessimum,— они низводят тетанус до той ничтожной высоты, которая без натяжек может быть отнесена на долю «остаточного сокращения». Не ограничивая пока тесно терминов, мы можем обозначать выражением *optimum* всякую силу раздражения, которая при замене ею более сильного раздражения дает продолжительное повышение тетануса (а не летучее только, падающее на время перестановки индукци-



Кривая 2. То же, что при кривой 1, но индукционный аппарат с придатком Гельмгольца.

онной спирали, как, напр., 23 в кривой 2). Напротив, более сильное раздражение, которое при смене более слабого ведет к ясно выраженному падению тетануса, в соответствие к предыдущему выражению и на основании ниже констатируемых его свойств, может получить обозначение *pessimum,* хотя бы оно и не вело непременно к столь сильному расслаблению мышцы, как это делают 22 и 23 см во второй половине кривой 1.

Легко видеть, что принятые нами термины не имеют приложения для первых моментов тетанизации,— по крайней мере совершенно свежей мышцы (подробнее глава III). Это прежде всего *термины для явлений смены силы раздражения во время самого тетанического раздражения.*

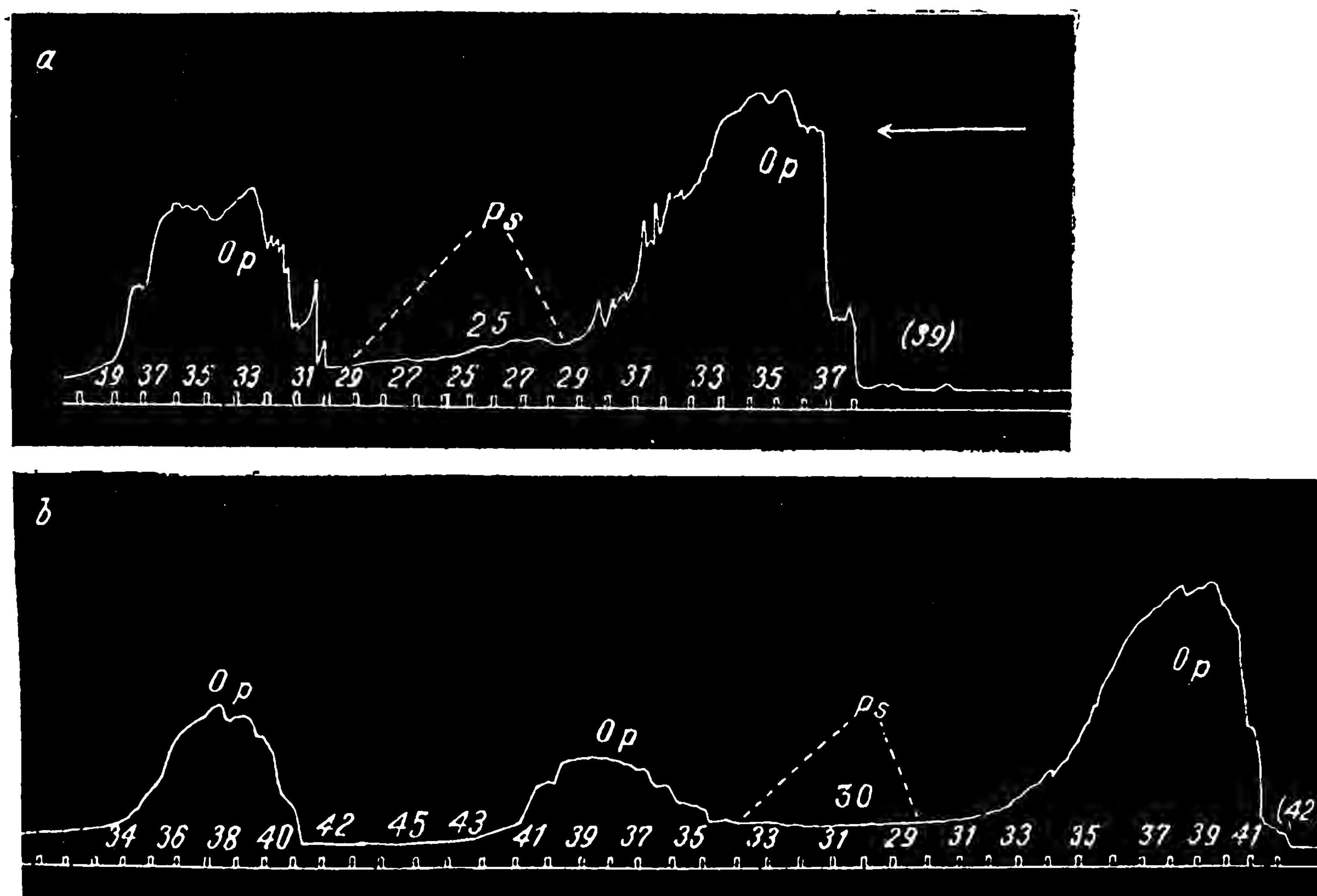
3. Чтобы составить представление о том, насколько явления, обозначенные сейчас принятыми терминами, постоянны,

в каких приблизительно отношениях они находятся к шкале силы раздражения и как их, следовательно, приблизительно находить, мы рассмотрим кривую 3, которая собственно состоит из двух кривых *a* и *b*. В условиях происхождения последних та разница, что кривая *a* получена раздражением седалищного нерва в нижней половине, для которой minimum тетанизации лежит при 39 см отстояния вторичной спирали, а кривая *b* получена через короткий промежуток времени (10—15 сек.) после 1-й переведением места раздражения (способ в главе II, § 19) в верхнюю половину нерва с минимумом тетанизации при 42 см. Получена каждая из этих кривых таким образом, что тетаническое раздражение прикладывается к нерву сначала минимальное и потом приблизительно через каждые 2 сек. (по тиканью часов с прерывателем, маятник которых делает 30 полных колебаний в 1 мин.), вторичная катушка передвигается от руки на 1 см по направлению к первичной, и она при этом отмечает свое прохождение через деление шкалы зубцов на второй линии (глава II, § 14). Когда она достигла таким образом некоторого положения, дающего достаточно сильные раздражения (25 см в одной кривой и 30 см в другой), она таким же образом передвигается последовательно назад к исходному минимуму.

Мы видим, что высота сокращения сначала с усилением раздражения нарастает; при известной силе раздражения (36—35 на кривой 3, *a* с точкою нерва менее раздражительною и 38—39 на кривой 3, *b*, где нерв раздражается в участке более раздражительном) она достигает maximum'а высоты (*Op.*), а при дальнейшем усилении снова начинает падать и держится на низком уровне (*Ps.*) около поворотных точек (25, 30), но затем, когда ослабление раздражения снова достигает известной величины, начинается снова поднятие тетанической кривой, снова оно достигает наибольшей возможной теперь высоты ($Op._1$) при тех же приблизительно числах, что и раньше, в фазе все усиливавшегося раздражения; наконец, когда раздражение ослаблено очень сильно, снова тета-

нус начинает падать до нуля или остаточного сокращения. Кривая 3, *b* представляет, вдобавок к этому, еще раз картину нового последовательного усиления раздражения и с тем же общим характером.

Очевидно, из рассмотрения этих кривых, что раздражения тех сил, которые не только в фазе последовательного усиле-



Кривая 3. Описание в тексте.

ния, но даже в фазе последовательного *ослабления* дают наибольший тетанус *(Op.* и *Op.*$_1$), должны быть признаны за optimum раздражения в принятом нами значении, числа же, соответствующие долине (*Ps.*) на кривой тетануса, должны быть рассматриваемы как pessimum. И в самом деле, если теперь производить уже не последовательно, а быстро, как в первой кривой, передвижение индукционной катушки с одного из чисел, падающих под *Ps.* кривой, на одно из чисел, приходящихся под *Op.,* мы и получим ту картину внезапной смены в высоте тетануса, с каковой имели дело при кривой 1.

На это можно рассчитывать с уверенностью. Таким образом, описанный сейчас прием последовательной смены раздражения способен служить для разыскания optimum'а и pessimum'а раздражения в каждом данном случае.

Из этих же сравниваемых кривых видно, как перемещается по шкале раздражения optimum в зависимости от minimum'а раздражения. Верхнее место нерва (кривая 3, *b*) раздражительнее — для него minimum тетанизации лежит на 3 см ниже; при раздражении его и optimum получается на 3 см ниже на шкале индукционного аппарата, чем в случае кривой 3, *a*, полученной раздражением участка нерва внизу. Точно так же для первого случая раньше начинается и переход к pessimum'у.

Надо заметить, что эти отношения настолько *постоянны,* что при том расположении индукционного аппарата, с которым мы имели дело в описанных сейчас опытах, определив предварительно только minimum тетанизации для данного препарата, мы можем вполне уверенно ожидать, что при силе раздражения, на 4—5 см бо́льшей этого, лежит, если не точный, то приблизительный optimum, а на 10—14 см выше minimum'а мы имеем силу раздражения, соответствующую pessimum'у. Действуя последней силой раздражения на нерв, мы приведем скоро мышцу к расслаблению, а сменив ее на рассчитанный предположительно optimum, мы получим на расслабленной мышце опять более или менее сильный тетанус, свойственный этой силе раздражения. По такому *предположительному расчету вперед* и выполнена кривая 1, приведенная в начале этого изложения. До начала этой кривой препарат подвергался раздражению лишь настолько, насколько это было необходимо, чтобы, идя от дальних расстояний индукционной катушки вперед к первичной, определить minimum тетанического раздражения. Как видно, мы можем без погрешности принять, что первая половина кривой представляет нам на свежем препарате *пример развития тетануса под действием силы раздражения — pessimum, начи-*

ная от первых моментов тетанизации. Поэтому кривая 1 в последующем изложении будет нам служить во многих отношениях отправным пунктом для описаний и дальнейшего анализа исследуемых явлений.

Сейчас сказанное дает понятие, насколько важно знать каждый раз minimum тетанизации для данного препарата при данном расположении раздражающей цепи. В силу этого на всех кривых, где это представляется имеющим значение, будет при начале кривой ставиться в скобках цифра, полученная перед началом опыта, как minimum тетанизации. Чтобы не повторять эти два последние слова часто в изложении полностью, мы будем сокращать их в обозначение *MT*. Точно так же, ради краткости, мы будем обозначать сокращение optimum через *Op.* и pessimum через *Ps.*

Следует добавить еще к этому, что числа, полученные для *MT, Op.* и *Ps.,* если препарат приготовлен надлежащим образом (глава II) и не применяются к делу неумеренно сильные раздражения (§ 5), представляют все время нашего опыта (1/4, 1/2 часа, целый час) большое постоянство, как и самые явления, которые нас здесь занимают.

4. Как пример для ответа на те вопросы, которые поставлены в начале предыдущего параграфа, мы приведем еще кривую 4, которая получена на кролике при раздражении седалищного нерва, в то время как регистрирующий рычаг был соединен с ахиллесовым сухожилием (глава II).

Мы наблюдаем 3 раза (A_1, A_2, A_3), что, как только при передвижении от *MT* индукционная катушка приходит на 7 см, тетаническая кривая на этом пункте начинает подниматься сразу крайне сильно (в первых двух случаях пишущий рычаг уходит даже с пишущей поверхности), держится приблизительно на той же высоте при 6 см, но при 5 и потом при 4 она быстро снова падает; падение в менее резкой форме развивается и при дальнейшем усилении раздражения. Когда раздражение снова испытывает последовательно ослабление, кривая начинает опять постепенно подниматься, и ослабление

раздражения до 6—7 см дает регулярно каждый раз резко выделяющееся повышение кривой (B_1, B_2, B_3), которое, однако, по высоте далеко уступает внезапному нарастанию тетануса (A_1, A_2, A_3) на тех же числах в период последовательного усиления раздражения.[6]

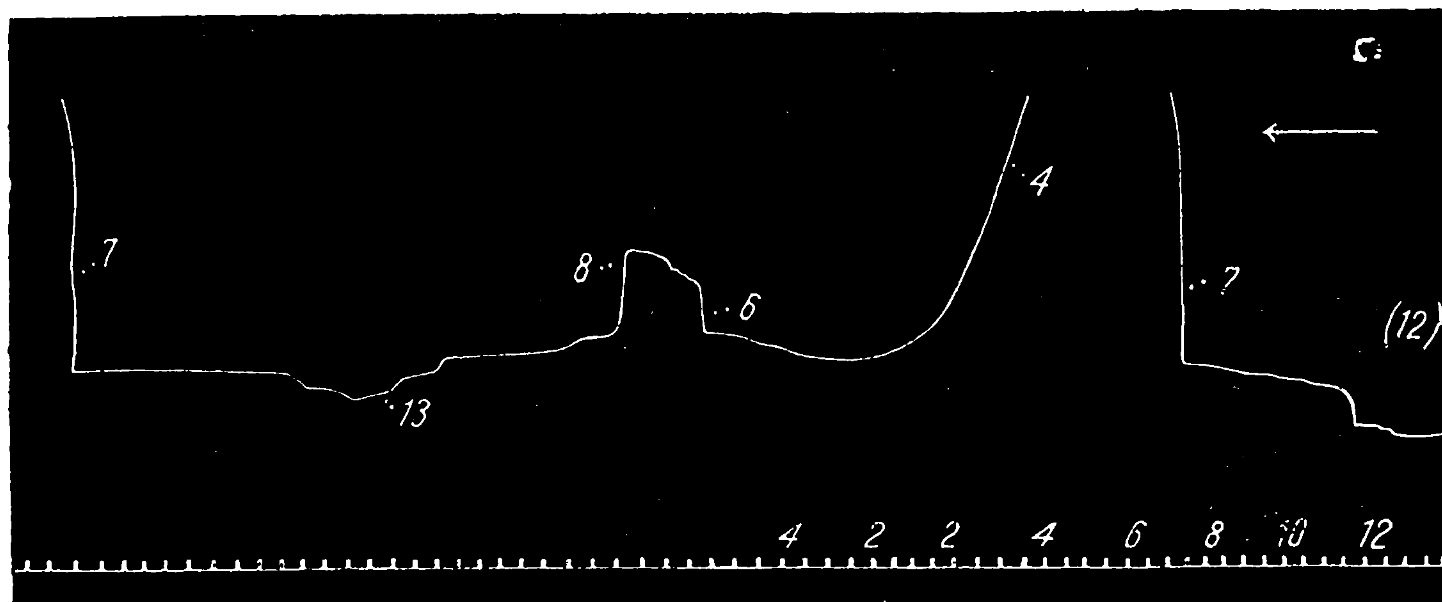
Эта кривая демонстрирует в высшей степени наглядно еще раз, насколько справедливо известной силе раздражения присвоить название optimum. Кроме того, эта кривая служит указанием на то, что на мышцах кролика (следовательно, мышцах теплокровного и невыделенных из круга кровообращения) при тетанизации их с нерва наблюдаются те же явления, что и на мышцах лягушки. В этом я мог убедиться множеством опытов. Совершенное сходство явлений делает излишним приводить кривые, иллюстрирующие на кролике быструю смену раздражения *Ps.* на раздражение *Op.,* и обратно.

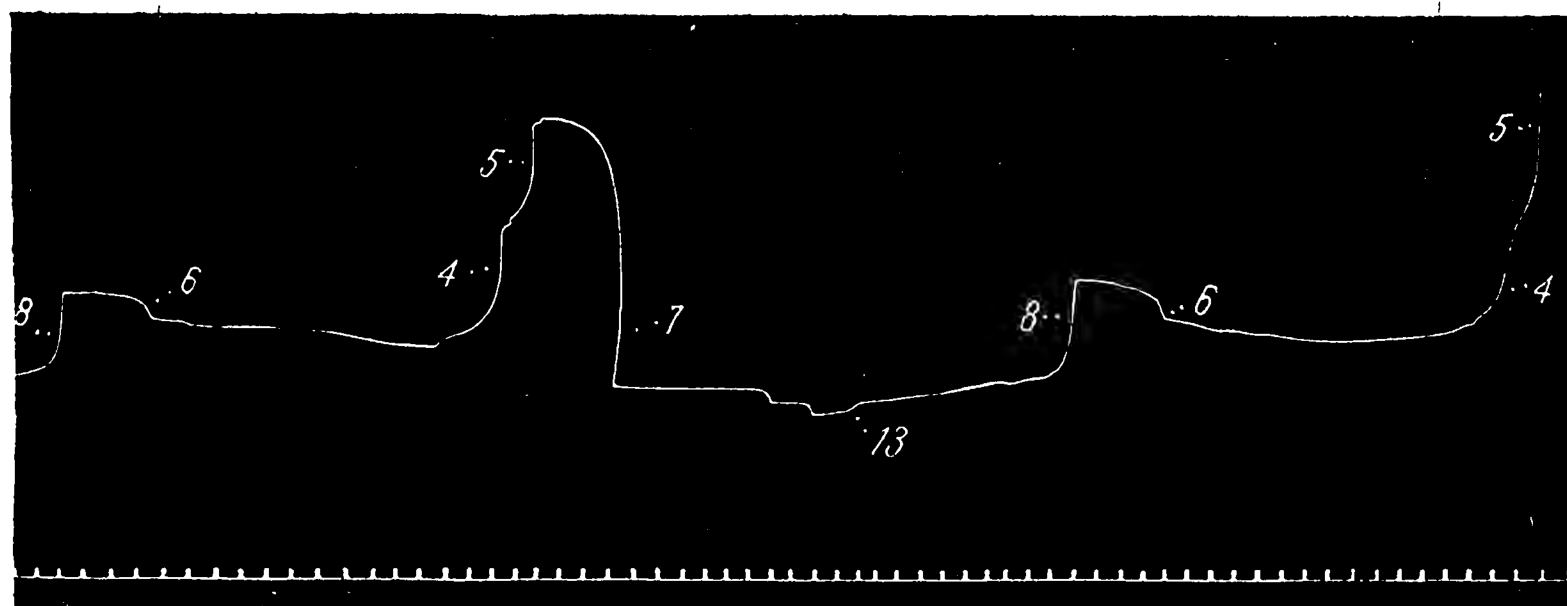
5. До сих пор, усиливая раздражение, мы не заходили выше известного предела, что было достаточно для получения явлений *Ps.* Но если усиливать раздражение еще более, то часто за этим *Ps.* наблюдается новый, *второй, Op.,* который при еще большем усилении раздражения уступает место новому, *второму, Ps.* Это одно последнее обстоятельство указывает уже, помимо специальных контрольных опытов, на то, что происхождение второго *Op.* нельзя приписывать униполярным действиям тока.

Кривая 5 представляет пример этого. Здесь сначала последовательным усилением раздражения (на 1 см через 2 сек., как это делалось в предыдущем примере) были определены силы раздражения, дающие первое и второе optima, первое и второе pessima, непосредственно вслед за тем было демонстрировано то же самое быстрой сменой раздражения одного рода на раздражение другого.

Как видно, первый *Op.* получается при последовательном усилении раздражения на 23—22 см; дальше кривая начинает быстро падать, но при 17 она сразу, хотя и не очень

значительно, поднимается снова (*Ор.* второй); как только потом раздражение становится 16, кривая снова быстро падает, при 15, 14 и 13 падение ее продолжается еще дальше.





Кривая 4. Кролик. $MT = 12$ см. В первичную цепь на этот раз было введено с особыми целями (§ 18) сопротивление 5 ед. Сим. При непрерывно продолжающемся раздражении нерва индукционная катушка через каждые 2 сек. (по тиканию часов, отмечающих на нижней линии 1 сек.) передвигается от руки каждый раз на 1 см, начиная с 13 см до 1 и обратно до 13, потом опять последовательно до 1 см и т. д. Более резкие изменения в кривой тетануса вверх или вниз отмечены числами, означающими те деления шкалы индукториума, при которых они получены.

Здесь с 12 см вторичная спираль передвигается сразу на 17 см (*Ор.* второй), и мы наблюдаем новое тетаническое поднятие, отмеченное этой цифрой. Через некоторое время вторичная спираль передвигается на 22 (*Ор.* первый), и наблю-

дается еще более высокое поднятие тетануса (22); но так как при передвижении с второго *Op.* на первый индукционная спираль проходит временно через *Ps.* первый, то между этими двумя тетаническими поднятиями и наблюдается углубление (*p*), соответствующее этому прохождению.[1] В момент, отмеченный дальше цифрой 16, начинается передвижение ин-

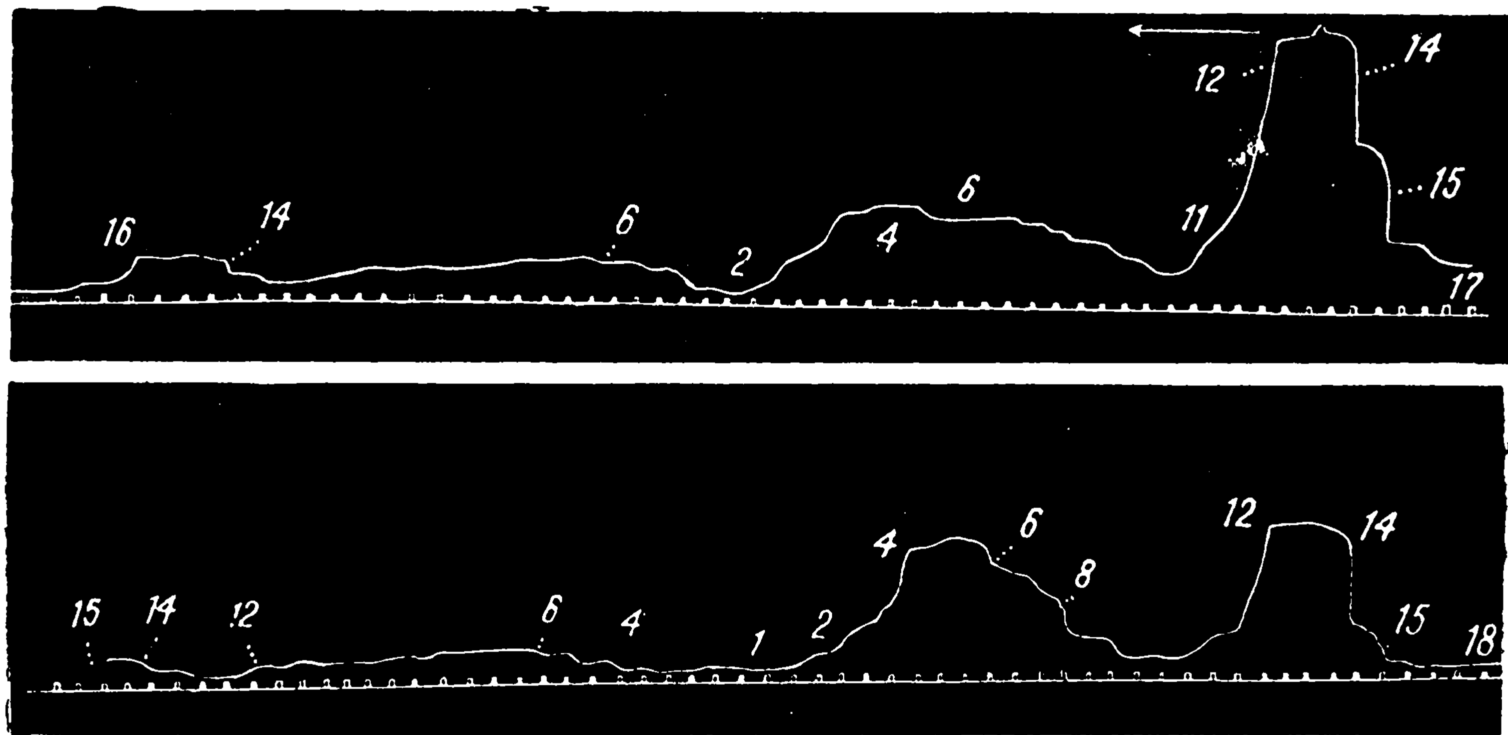
Кривая 5. Нижняя линия отмечает секунды. *MT* = 25 см. Индукционный аппарат снабжен придатком Гельмгольца. В этом случае миографический рычаг писал при его поднятии вверх линию, несколько наклонную вправо, как можно заметить на кривой.

дукционной спирали на эту цифру шкалы индукториума, кривая тетануса снова сильно опускается, но делая на пути временное слабое возвышение (*o*) соответственно прохождению с *Op.* первого на *Ps.* второй через *Op.* второй — 17 см. Дальнейшее сильное поднятие тетанической кривой достигнуто передвижением с 16 см на 22. Этот переход к *Op.* первому от *Ps.* второго совершился опять с колебаниями (*o, p*) на кривой, выражающими временное прохождение через *Op.* второй и *Ps.* первый.

---

[1] О скорости таких передвижений индукционной катушки можно судить по кривым 1 и 2, где эти передвижения отмечались самою катушкой посредством сигнала Депрэ.

Мы приводим еще кривую 6, полученную на кролике, которая вместе с иллюстрацией явлений двух optima и двух pessima дает еще раз указание на то, *насколько последовательным* усилением и ослаблением раздражения можно пользоваться для отыскания соответствующих им сил раздражения.



Кривая 6. Кролик. Нижняя линия отмечает секунды. *МТ* = 17 см (в первичную цепь введено сопротивление 5 ед. Сим.). Через 2 сек. производится передвижение индукционной спирали на 1 см в сторону усиления или в сторону ослабления индукционного тока. Более резкие изменения в кривой тетануса вверх или вниз отмечены числами, означающими те деления шкалы индукториума, при которых они получены.

Сначала индукционная спираль последовательно передвигается с 17 см до 2 см, потом обратно до 18 см, затем снова до 1 см и отсюда опять к 17 см (названные — все цифры над кривой тетануса). Несмотря на осложнение явлений утомлением, с которым нам придется иметь дело подробно впоследствии, все-таки совершенно очевиден факт, что, усиливается ли последовательно раздражение или ослабляется, мы получаем 2 резко выделенных optima и всегда на тех же числах — около 14 и 6 см — и 2 столь же ясно выраженных pessima — около 11 и 2 см.

Однако, говоря вообще, а не относительно двух приведенных примеров, необходимо заметить, что явления второго *Op.* и второго *Ps.* наблюдаются далеко не с таким постоянством и уверенностью, которые засвидетельствованы выше для первого *Op.* и первого *Ps.* Мы видели, что последние можно предсказать вперед, имея в руках данное расположение индукционного аппарата и определив *MT,* и все это остается постоянным все время опыта. Совсем не то по отношению ко второму *Op.* и *Ps.* Чтобы получить их, иногда приходится доходить до такой силы раздражения, которая изменяет раздражительность седалищного нерва лягушки, делает его на более или менее продолжительное время невосприимчивым к слабым раздражениям,— скажем: оглушает временно нерв, употребляя последнее выражение для таких повреждений в отличие от истинного утомления.[1] Понятно, работать при таких условиях становится крайне затруднительно, когда, помимо не всегда встречаемого постоянства в явлениях, приходится встречаться еще с этим новым и весьма существенным осложнением. Поэтому я решил ограничиться сначала изучением явлений, относящихся только к первым *Op.* и *Ps.* Им и будет посвящено все последующее изложение, где терминами *Op.* и *Ps.* мы будем обозначать исключительно последние, не прибавляя слово «первый». Только в конце изложения, когда анализ этих явлений представит некоторую возможность к тому, мы можем высказать некоторые предположительные объяснения и для явлений второго *Op.* и второго *Ps.* Теперь же мы закончим с ними замечанием, что, хотя они не представляют такого постоянства в проявлениях, как первые, но тем не менее во многих случаях нам удавалось констатировать их при таких условиях, когда относить их происхождение к повреждениям раздражительности нерва под действием сильных индукционных токов не представлялось возможности: после этих раздражений нерв попрежнему реагировал

[1] «Телефонические исследования...», стр. 117 [*126 сл.*].

мышечными сокращениями и на слабые раздражения; стало быть, раздражительность его заметным образом не изменялась.

Можно бы было добавить к этому еще замечание, что второй *Op.* всегда получался ниже (по высоте тетануса) первого *Op.,* что можно усмотреть и на двух приведенных кривых. Но так как *Op.* второй с обеих сторон лежит между pessimum'ами, которые могут оставлять на некоторое время последействие в смысле понижения эффектов возбуждения, то это замечание должно иметь лишь очень относительное значение.

Итак, со следующего параграфа дальнейшее изложение имеет в виду исключительно первые *Op.* и *Ps.*

6. Новое существенное условие, которое рядом с силой раздражения определяет происхождение рассматриваемых явлений,— это известная *частота раздражения.* Говоря вообще, последняя должна быть не ниже той, которая требуется для приведения *свежей* мышцы в полный, сплошной тетанус, при раздражении индукционными токами. Имея в виду остановиться на этом подробно дальше в особой главе (VIII), мы приведем теперь только один пример, указывающий на важное значение этого нового условия.

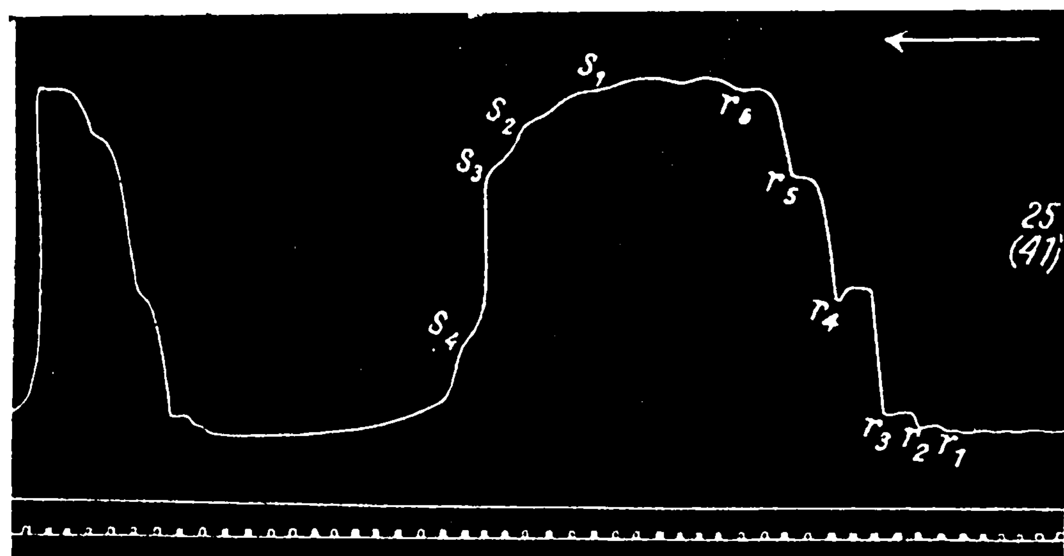
В первичной цепи действует в качестве прерывателя молоток Гальске, с помощью которого, ввинчивая и вывинчивая винт над ним, можно последовательно, без толчков и в то же время довольно быстро, изменять частоту раздражения в пределах между 12—80 колебаниями в 1 сек. (§ 17). Сначала прерыватель устанавливается на среднюю или наибольшую частоту, а индукционная спираль на расстояние от первичной, дающее *Ps.* Под действием последнего мы застаем на кривой 7 тетанус уже упавшим до ничтожной высоты. В моменты r_1, r_2, r_3, r_4, r_5 и r_6 производится ряд небольших вывинчиваний винта, приводящих в конце концов к очень редким колебаниям молотка Гальске. Мы видим, что тетанус параллельно с этим представляет ряд поднятий, дающих в конце концов очень высокий тетанус на расслабленной перед этим мышце.

Затем начинается ряд последовательных ввинчиваний винта s_1, s_2, s_3, s_4 и s_5: тетанус снова в наблюдаемой на кривой последовательности упадает до ничтожной высоты, на которой и держится некоторое время, пока не начинается новый ряд уменьшений частоты колебаний молотка и соответственных им нарастаний высоты тетануса. Наконец, вследствие сильного вывинчивания винта, прерыватель перестает действовать, как видно на кривой, и тетанус внезапно прекращается.

С изменением числа прерываний первичной цепи связано некоторое изменение в силе производимых ими отдельных индукционных ударов, составляющих прерывистый ток. Но в указанных здесь границах изменений частоты перерывов влияние этого момента, конечно, не может быть так велико, чтобы можно было предположить, что, когда мы делаем число перерывов тока меньше, то каждый отдельный индукционный удар, становясь сильнее, выходит по своей интенсивности из границ pessimum'а. Мы могли видеть, что границы последнего для этого слишком велики. Кроме того, прямыми определениями *MT* непосредственно друг за другом для наибольшей, средней и наименьшей частоты колебаний молотка Гальске я мог убедиться множество раз, что для этих трех случаев никогда не приходилось передвигать индукционную спираль по шкале даже на один целый сантиметр. Записывая миографически такие минимальные тетанусы при одном и том же положении вторичной спирали на шкале, но при той, другой и третьей, частоте колебаний, я наблюдал только слабое отличие в пользу средней частоты раздражения (при молотке Гальске как прерывателе).

7. Другое обстоятельство, имеющее отношение к рассматриваемым нами явлениям и стоящее, очевидно, в родстве с предыдущими, заключается в том, что для этих явлений прерыватель индукционного аппарата должен действовать с правильностью и постоянством. Всякие известные спотыкания в ходе колебаний прерывателя, изменения и шероховатости в его перерывах уже дают знать себя более или менее

заметно неправильностями на кривой развития *Ps*. Так на кривой 1 зубцы, отмеченные сверху крестом (в фазе нового поднятия тетануса после его временного падения), имеют именно такое происхождение от временной неправильности действий прерывателя. Да и на всем протяжении от *A* до *C*

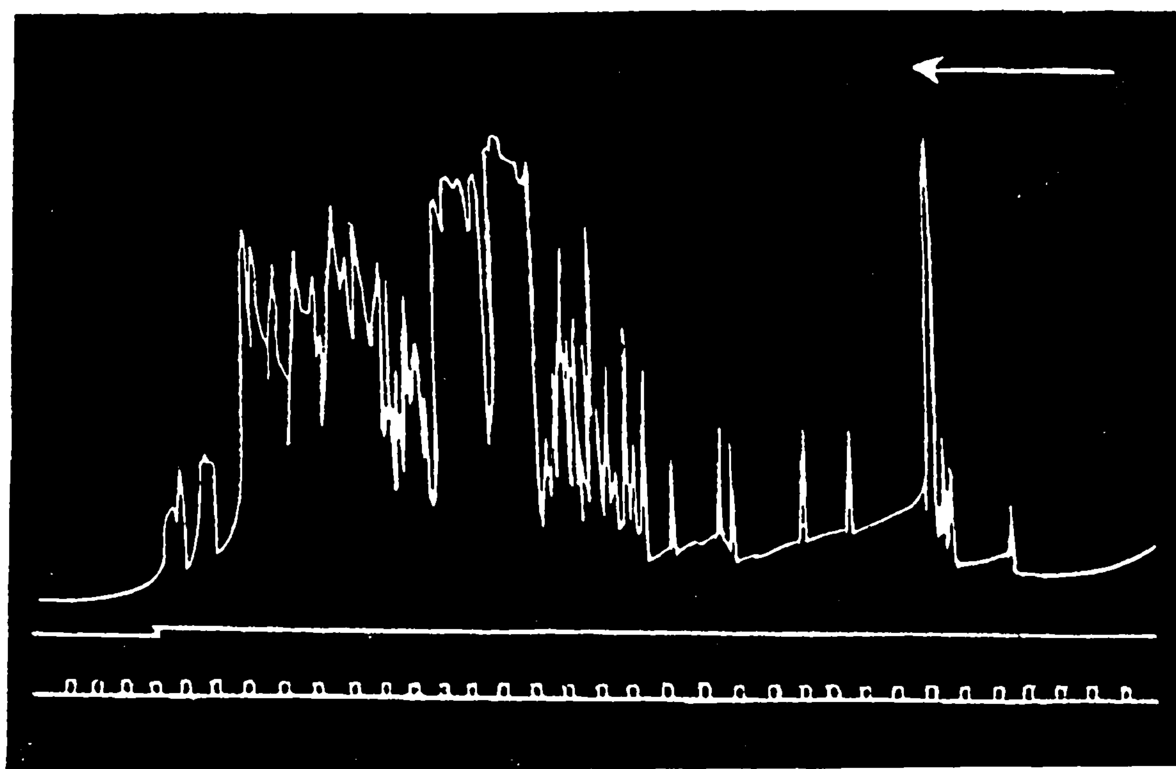


Кривая 7. 2-я линия пишется сигналом Депрэ, включенным в первичную цепь с прерывателем Гальске; 3-я линия записывает секунды. При этой скорости вращения цилиндра, очевидно, перерывы первичного тока, даже при наименьшей частоте колебаний, ясно записываться не могут; на второй линии замечается в последнем случае только ее меньшая сплошность. Вторичная спираль все время стоит на 25 см. $MT = 41$ см.

мы замечаем тут некоторую волнистость в ходе кривой: она обязана была своим происхождением периодически повторявшимся колебаниям в высоте тона прерывателя, как можно было убедиться непосредственным наблюдением.

Когда неправильность сказывается еще сильнее, то получается картина вроде той, которую мы видим на кривой 8, где ровная вначале линия, записывающая *Ps*., принимает крайне неправильный ход, которому положен конец прекращением раздражения.

8. Явления *Op.* и *Ps.*, как видно, стоят в некоторой определенной зависимости, с одной стороны, от силы, с другой,— от последовательности тетанизирующих индукционных токов и, наконец, на что было указано нами в самом начале, от продолжительности действия раздражения и свежести препарата. Прежде чем нам перейти к дальнейшему анализу этих явлений, необходимо поставить вопрос о том, в какие отношения становятся рассматриваемые явления к известным, установленным фактам физиологии.



Кривая 8. 2-я линия опусканием отмечает конец тетанизации. Раздражение 30 см. $MT = 42$ см.

Прежде всего, в отношении к силе раздражения наблюдаемые нами явления при тетанизации мышцы с нерва напоминают по своей общей форме то, что наблюдали Фикк, Ламанский и Тигель над отдельными мышечными сокращениями. Как известно, эти исследователи, действуя одиночными раздражениями, находили в некоторых условиях, что при дальнейшем усилении максимальных раздражений получается понижение одиночных мышечных сокращений и даже полное их отсутствие («Lücke», по Фикку, «Intervall», по Тигелю), а при еще большем усилении раздражения снова появляются мышечные

сокращения и могут достигнуть степени supramaxim'альных сокращений.

Что optima и pessima тетанического раздражения не стоят с этими явлениями ни в каком близком родстве, видно из следующего.

a) Явления pessima находятся в некоторой зависимости от продолжительности действия раздражения и от утомления мышцы. Вначале раздражение этой силы дает тетанус максимальной высоты, и только потом оно (раздражение) становится тем, что мы называем pessimum-раздражение. Раздражительность нерва, однако, за это время, как можно было уже видеть и будет видно дальше, не изменяется заметным образом. Между тем явления Фикка и др. не стоят, насколько это известно, в зависимости ни от продолжительности действия раздражений, ни от мышечного утомления.

b) Явления optima и pessima не находятся ни в какой зависимости от того, выравнены ли тетанизирующие и индукционные токи или нет, имеют ли в последнем случае они то или другое направление в нерве. Как показывают прямые опыты, они стоят по силе раздражения только в определенном отношении к *МТ*. Между тем как для аналогичных по форме явлений, наблюдаемых при одиночных раздражениях, как известно на основании самих исследователей и из позднейших работ Грюцнера и Немеровской,[1] направление и место приложения тока к нерву имеют весьма важное влияние.

c) Явления *Op.* и *Ps.* определяются не только силой, но также известной частотой и последовательностью раздражающих импульсов (§ 6 и 7). Последнее обстоятельство указывает на то, что это суть явления собственно тетанического раздражения.

---

[1] Grützner, Archiv f. d. ges. Physiologie, 1882, XXVII, S. 130, 1883; XXXII, S. 357.

Nemerowsky Ludmilla. Ueber das Phänomen der Lücke bei electrischer Nervenreizung. Dissert., Bern, 1883. По «Jahresbericht über die Fortschritte d. Physiologie», XII, S. 22.

Следовательно, рассматривать эти явления как частный случай фикковских явлений, но лишь при тетаническом раздражении, не представляется оснований.

Рассматривая эти явления со стороны их отношений к частоте раздражения, мы должны припомнить, что некоторые исследователи (Бернштейн, Энгельман, Сеченов, Грюнхаген) наблюдали, что, начиная от известной частоты раздражения, все более и более затрудняется тетанизация мышцы. Но у всех этих исследователей в таком случае речь идет о сотнях и тысячах импульсов в секунду, в то время как явления, описываемые нами, наблюдаются и имеют место уже при обыкновенной частоте раздражения с общеупотребительными индукционными аппаратами. Притом никто из этих исследователей не указывает описанной нами зависимости явлений от последовательного усиления раздражения. Однако некоторая внутренняя связь между нашими явлениями и явлениями, наблюдавшимися сейчас поименованными исследователями, может существовать; поэтому предмет этот должен быть рассмотрен подробнее в главе (VIII) о влиянии частоты раздражения на исследуемые явления и в заключительной главе. Пока достаточно сказать, что последние прямо сведены быть на первые не могут не только целиком, но даже частью, в особенности в их отношениях к силе раздражения при данной, пусть очень большой, частоте раздражающих токов.

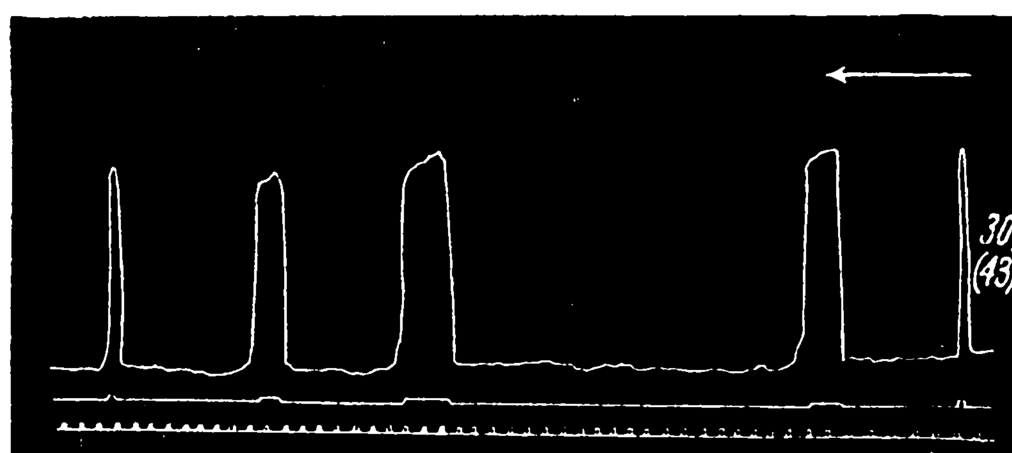
Что же касается собственно до исследования явлений смены силы и частоты электрического раздражения во время самого тетанического раздражения, то с этой стороны предмет представляется совершенно нетронутым в физиологической литературе.[1]

9. Нет, конечно, никаких оснований предположить, чтобы причина наблюдаемых явлений могла лежать в чисто физи-

---

[1] О недостаточной попытке Марея (Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris, 1868, p. 386) в отношении смены частоты во время тетанизации будет говориться ниже (глава VIII).

ческих свойствах индукционного аппарата. Даже если бы явилось на минуту предположение, что с моментом передвижения индукционной спирали вперед и взад могут быть связаны какие-либо неожиданные усложнения в силе индуцируемых в это время токов, то это предположение сейчас же устраняется из счета тем, что наблюдаемые при передвижении вторичной спирали неожиданные для настоящего времени яв-



Кривая 9. 2-я линия поднятиями записывает введение (через устранение побочного замыкания) во вторичную цепь раздражающего индукционного аппарата сопротивления, эквивалентного передвижению индукционной спирали с 34 см на 43. *МТ* без сопротивления равен 43 см. Отстояние вторичной спирали от первичной во время опыта равно 30 см.

ления имеют место не только в момент такого передвижения, но они продолжаются и затем, когда вторичная спираль занимает уже постоянное новое положение. Наконец, во многих опытах я производил изменение в силе раздражения не передвижением индукционной спирали, а введением и выведением целесообразно выбранных больших сопротивлений во вторичной цепи (глава II). Кривая 9 получена таким образом. Начало ее относится к тому времени, когда тетанус сильно упал под влиянием раздражения *Ps*. Через некоторые промежутки во вторичную цепь вводится на известное время (отмечаемое на второй линии поднятием) настолько большое

сопротивление, что оно понижает раздражение так же, как это делало бы передвижение вторичной спирали вдаль от первичной,— на *Ор.* Мы видим, что при этом тетаническая кривая сейчас же каждый раз поднимается и затем снова быстро падает, когда сопротивление выводится из цепи вторичной спирали с раздражаемым нервом. Впоследствии этим способом изменения силы раздражения нам придется пользоваться много раз.

10. Поляризуя экстраполярно тетанизируемое место нерва током восходящего или нисходящего направления и таким образом повышая или понижая эффекты данного раздражения, мы можем получить, очевидно, явления *Ор.* и *Ps.,* как это производит передвижение вторичной спирали вперед и взад или только что указанное введение и выведение сопротивлений во вторичной цепи. В самом деле опыт и дает ожидаемое. Таким образом, катэлектротон, повышая раздражение индукционным током, способен перевести раздражение из *Ор.* в *Ps.,* т. е. дать падение тетануса; наоборот, анэлектротон, понижая раздражительность, может перевести раздражение *Ps.* в *Ор.,* т. е. вызвать усиленный тетанус. Кривая 10 и 11 представляют примеры сказанному.

И на той и на другой кривой мы видим, что в начале и конце поляризующий ток действует на раздражительность обычным образом; и если он в средних частях, при большей силе раздражающих токов, производит парадоксальным образом эффекты с виду совершенно обратного характера, то вся эта парадоксальность объясняется вполне свойствами *Ор.* и *Ps.* тетанического раздражения. Следовательно, эти парадоксальные явления лишь подтверждают своеобразным способом учение об изменениях раздражительности нерва под влиянием поляризации его.[1] С другой стороны, что нас соб-

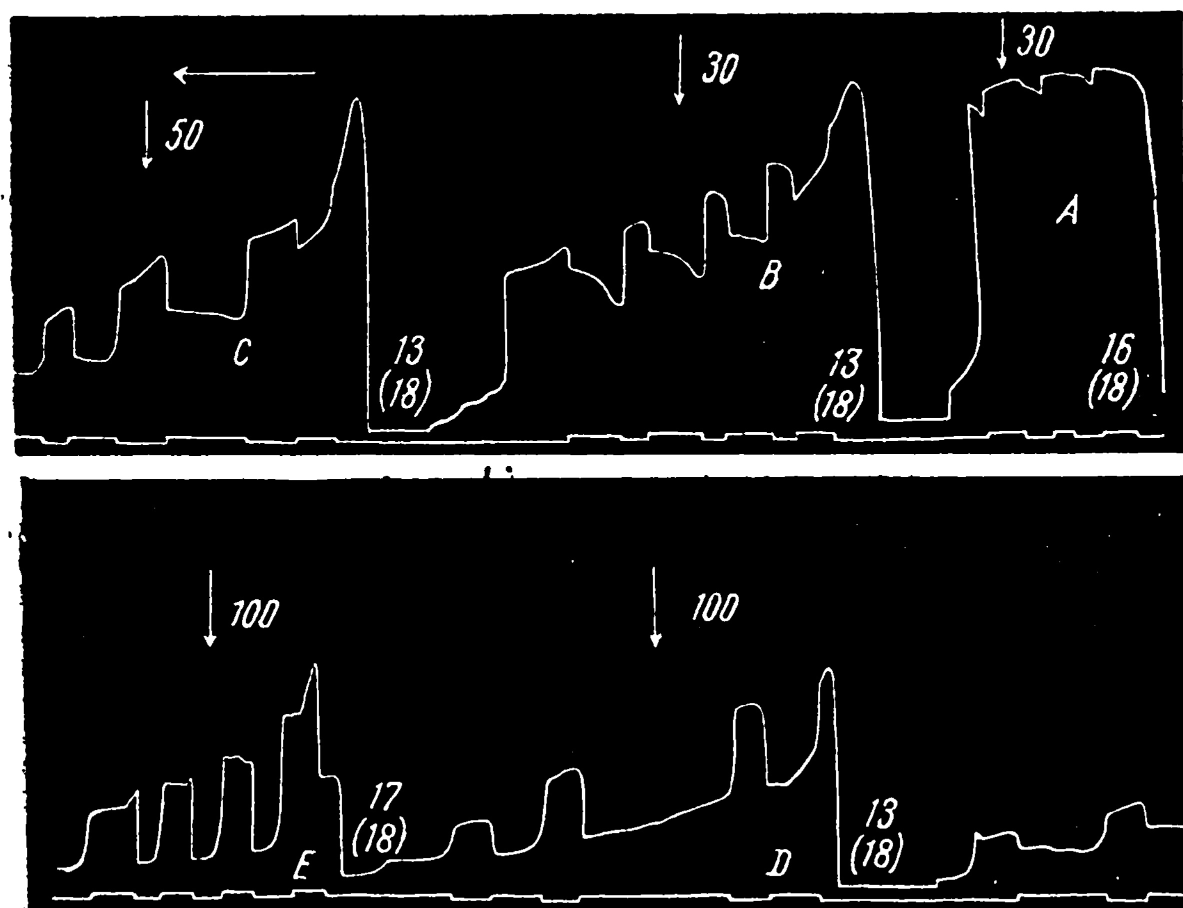
[1] Описанные сейчас опыты напоминают, повидимому, по результату то, что получал под влиянием поляризации Бернштейн, употребляя для раздражения отдельные индукционные удары. Свой результат он резюмирует следующим образом: «если постоянный ток проходит через нерв, то

ственно теперь интересует, они в самом деле служат убедительным доказательством того, что в известных условиях, каким бы путем мы ни усиливали раздражение, усиление его нам дает понижение тетануса в смысле действия pessimum-раздражения; напротив, понижение тетанизирующих импульсов приводит к усилению мышечного сокращения, к optimum'у

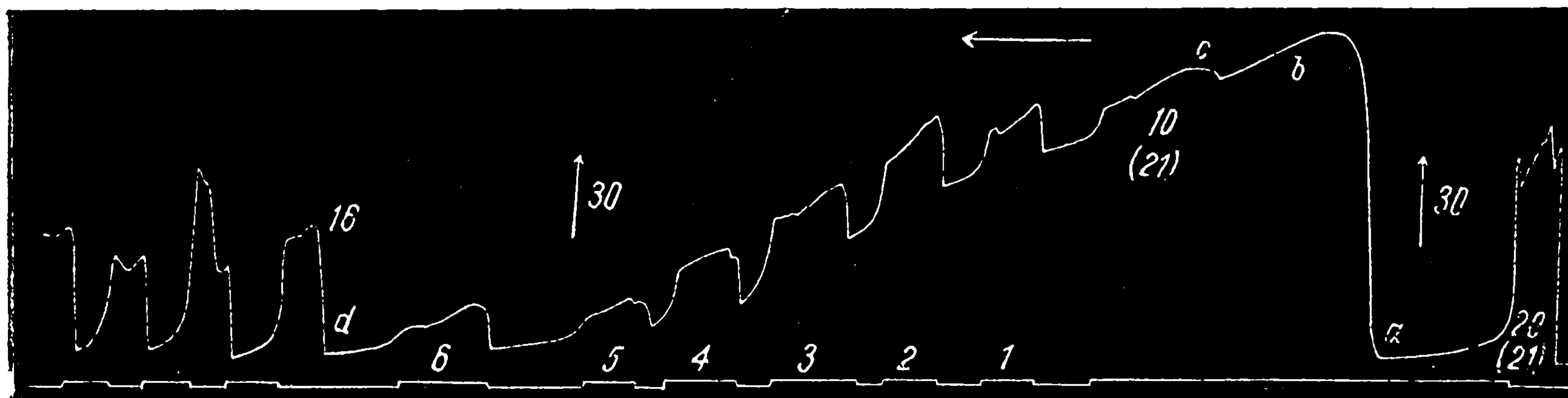
на положительном полюсе возбуждение вызывается труднее, так что слабые раздражения производят меньшее действие, чем в нормальном состоянии, но максимум возбуждения, который может быть вызван сильными раздражениями, становится больше. Напротив, на отрицательном полюсе вызов возбуждения облегчен, так что слабые раздражения действуют сильнее: но максимум возбуждения, который вызывается сильными раздражениями, становится меньше» (Bernstein, Archiv f. d. ges. Physiologie, VIII, S. 45). Опыты Бернштейна встретили критику и экспериментальную проверку со стороны Германна, причем последний результатов Бернштейна не подтвердил и происхождение их в опытах самого Бернштейна приписывает недостаточной изоляции в влажной камере при употреблении в дело сильных токов (Hermann, Archiv f. d. ges. Physiologie, VIII, S. 258). Хотя Бернштейн отвечал на это Германну, но все-таки определенных условий для происхождения явлений при максимальных раздражениях дать не мог (Bernstein, ibidem, S. 498).

Ввиду важности для нас вопроса, имеет ли констатированное нами сейчас влияние поляризации на тетанизацию разной силы себе аналога при употреблении отдельных раздражений током, по моему предложению, г. Шуениновым употреблено было много внимания на то, чтобы убедиться опытно в правильности или ошибочности результатов Бернштейна. Однако подтвердить последние и г. Шуенинову, как и Германну, не удалось,— при условиях, когда принимаются меры против захождения токов с одной пары электродов на другую.

Возражения, сделанные Германном Бернштейну, не могут быть приложимы к нашим опытам с влиянием поляризации на действие тетанического раздражения. В наших опытах нет тех условий, против которых возражал Германн Бернштейну: очень большое расстояние между парой поляризующих электродов, именно 25 мм; очень сильные поляризующие токи (у нас очень слабые); ничтожное, лежащее в пределах ошибок наблюдения, изменение в высоте максимальных сокращений под влиянием поляризации (у нас крайне резкое). Правда, тетанизирующие токи в известных случаях у нас достигали значительной силы, но расстояние между парой приводящих их электродов было обыкновенно очень небольшое — около 4 мм.



Кривая 10. На кривой 10 мы видим 5 приемов тетанизации (A — E) мышцы с нерва, с некоторыми паузами между ними. В течение каждого из них несколько раз замыкается и размыкается ток нисходящего направления, ответвленный к нерву от 2 Даниэля посредством реохорда; числа над тетанусами с знаком нисходящего тока обозначают в сантиметрах деления шкалы реохорда, на которые ставится в каждом случае передвижной контакт. Время и продолжительность поляризации отмечаются на второй линии поднятиями. Раздражающие электроды, также не поляризующиеся, приложены миополярно на расстоянии от поляризующих 7 мм. Расстояние между ними самими около 4 мм. Расстояние между двумя поляризующими электродами 8 мм. Индукционный аппарат, с придатком Гельмгольца. $MT = 18$ см. Первый прием тетанизации (A) и последний (E) представляют под влиянием поляризации повышение тетануса: здесь силы раздражения (15 см и 17 см) берутся слабые сравнительно, лежащие ниже *Ор*. Напротив, в средних приемах тетанизации (B, C, D) нисходящий ток той же силы дает при замыкании резко выраженное ослабление тетануса, сменяющееся по размыкании новым повышением: здесь сила раздражения настолько велика (13 см), что, усиленная поляризацией, она сейчас же изменяется в направлении *Ps*.



Кривая 11 представляет изменения в высоте тетануса под влиянием замыканий и размыканий тока восходящего направления. Последний ответвлен к нерву от 2 Даниэля при стоянии передвижного контакта реохорда на 30 см шкалы. Замыкания его отмечаются поднятиями второй линии. Расстояния между поляризующими и раздражающими электродами приблизительно те же, что в предыдущем опыте. На всем протяжении кривой действует тетаническое раздражение, но разной силы. $MT = 21$. Индукционный аппарат с гельмгольцевским придатком. Сначала берется слабое раздражение (20 см) и через известное время после начала тетанизации замыкается постоянный ток: падение тетануса указывает на известное, понижающее раздражительность, действие анэлектротона. При *a* во время поляризации начинается передвижение индукционной катушки вперед к первичной и *для поляризованного* таким образом нерва разыскивается приблизительно *Op.* (необходимость этого маневра легко понять, так как депримирующее действие анэлектротона в наших целях не должно переходить известных границ, оно должно быть подогнано к известной силе раздражения или, наоборот, сила раздражения подогнана к нему, что мы и делаем). Для этого вторичная катушка устанавливается, наконец, на расстоянии 10 см (она временно была при *b* и *c* еще ближе, но такая сила раздражения оказалась быстро ведущей к падению тетануса, поэтому вторичная спираль и установлена окончательно лишь на 10 см). Вскоре постоянный ток размыкается, и здесь повышенная при размыкании у анода раздражительность выражается падением тетануса, в смысле изменения его в направлении *Ps.* Напротив, все 6 (1—6) последующих новых замыканий поляризующего тока производят повышение тетанической кривой в направлении к *Op.* Дальше, при *d*, во время перерыва в поляризации, индукционная спираль опять отодвигается от первичной и теперь разыскивается сила раздражения *Op.* или около того, но на этот раз уже *не на поляризуемом* нерве, как в предыдущем случае. Таким образом, тетанус повышается, вторичная спираль оставляется на 16 см и, как видно дальше, теперь замыкание того же самого восходящего тока, как и в начале кривой, понижает обычным образом эффекты раздражения.

мышечного возбуждения. Так, в главе IV будет приведен еще пример, где перевод раздражений от *Ps.* к *Op.* совершается через охлаждение нерва пред мышцей и обратный переход от *Op.* к *Ps.* через согревание того же участка нерва.

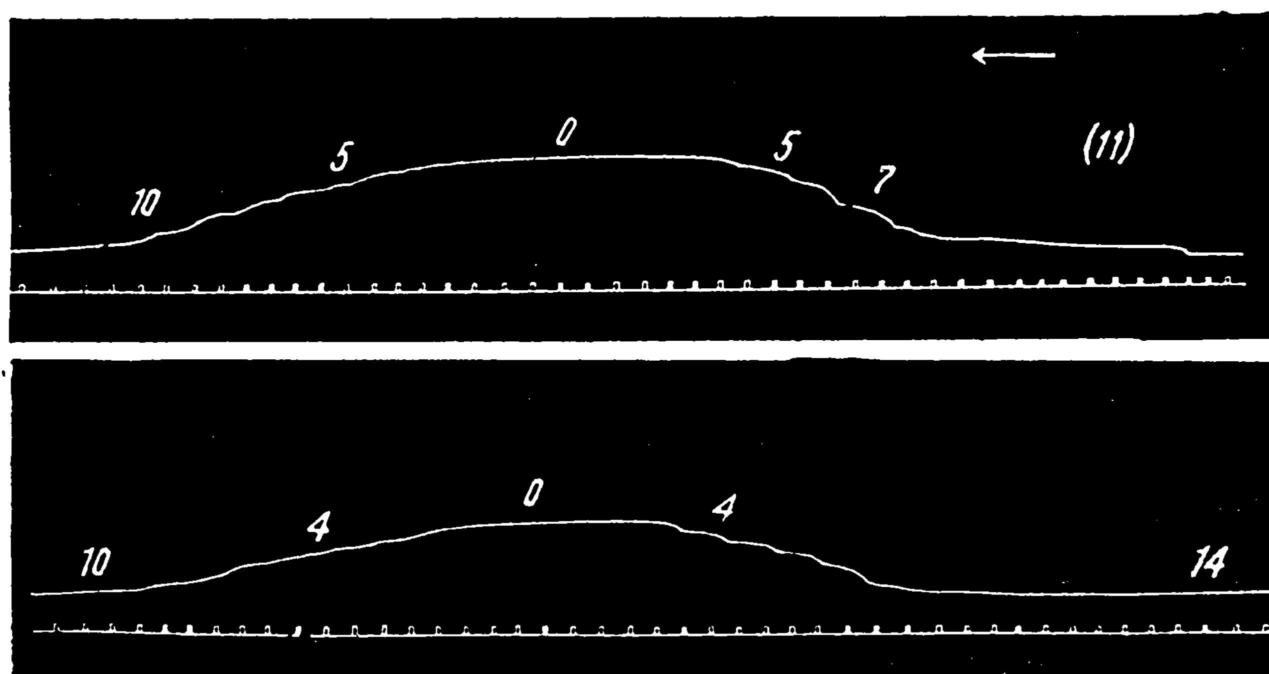
11. Все сейчас сказанное показывает, что причины явлений *Op.* и *Ps.* надо искать в каких-то своеобразных свойствах нервно-мышечного аппарата и притом свойствах очень постоянных. Только раз-два мне не удалось при раздражении мышцы с нерва получить этих явлений, но и эти случаи были поставлены не в обычные условия опыта. Именно на кролике, которому накануне был перевязан седалищный нерв и который таким образом накануне служил долгое время для наших опытов тетанизации, на другой день раздражение нерва при последовательном усилении и ослаблении давало только (кривая 12) последовательное усиление и ослабление тетануса, но никаких явлений *Op.* и *Ps.* не наблюдалось.

Но исследование явлений в таких анормальных условиях, равно как отношение к ним разных ядов, изменяющих деятельность нервно-мышечного аппарата, влияние очень высокой или очень низкой температуры и тому подобные вопросы должны быть оставлены временно в стороне, пока не будут изучены эти явления в обычных условиях опыта.

12. Те вопросы, которые возбуждаются прежде всего этими своеобразными явлениями и которые должны быть, как мне кажется, разрешены прежде всего, как только констатированы постоянство и чисто физиологическая натура самих явлений,— эти вопросы намечены нами в предисловии, но на них не мешает еще раз остановиться, после того как мы познакомились ближе с характером явлений.

Описанные явления наблюдались нами до сих пор при непрямом раздражении мышцы. Даются ли условия для них в месте раздражения, т. е. в нерве, или же они создаются в мышце? Соответственно тому, как разрешится этот вопрос, дальнейшие исследования должны быть направлены таким или иным путем.

Казалось бы, этот вопрос разрешается крайне просто постановкой аналогичного опыта на кураризованной мышце. Но я уже был вперед подготовлен к тому, чтобы и в случае отрицательного опыта на кураризованной мышце не считать вопрос разрешенным в первом смысле. Даже такой раздражитель, как индукционный ток, действуя на вещество мышцы прямо в виде очень интенсивных токов (что совер-



Кривая 12. Кролик. $MT = 11$ см. В первичную цепь введено сопротивление 4 ед. Сим. Через 2 сек. индукционная спираль передвигается на 1 см к первичной или от нее. Поворотные пункты для этих передвижений спирали отмечены на кривой жирными цифрами. Нижняя линия записывает 1 сек.

шенно необходимо для раздражения *Ps.* на мышце — аппарате менее раздражительном, чем нерв), может давать побочные для дела возбуждения осложнения, которые представляются невозможными, когда он приводит ее в возбуждение через нерв. Напротив, некоторая связь этих явлений с утомлением и в то же время известная мне способность нерва не утомляться при крайне продолжительной деятельности заставляли меня предполагать, что условия для данных явлений развиваются не в месте раздражения и вообще не в нервном стволе.

В самом деле, явлений *Op.* и *Ps.* на кураризованной мышце мне получить не удалось, но в то же время получился ряд доказательств, что нельзя и нервному стволу приписать место их возникновения (глава IV). Так как вместе с этим, при современном положении знаний и при условиях наших исследований, проводить везде резкую границу между свойствами нервных окончаний в мышце и свойствами самой мышцы было бы невозможно и это вело бы только к усложнениям в изложении, то мы будем пока говорить безразлично об этих двух образованиях вместе и, относя явления, наблюдаемые при раздражении нерва (или прямо некураризованной мышцы), к *мышце,* мы будем подразумевать при этом мышцу с ее нервными окончаниями, насколько последние можно считать в их функциональных свойствах в данных случаях неотличимыми от мышцы.

Другой важный вопрос, который возбуждается ввиду этих явлений, это вопрос о том, в каких отношениях сами явления стоят к утомлению мышцы, если явления утомления нерва считать исключенными из счета. Что утомление влияет так или иначе на происхождение этих явлений, это очевидно из того, что раздражение силы *Ps.* дает на свежем препарате и в первые моменты тетанизации совсем другие результаты. Но, с другой стороны, эти же самые явления возбуждают вопрос о том, как понимать самое утомление. Если кривую падения высоты тетануса при раздражении той силы, которая приводит свежую мышцу скоро к *Ps.*, как, напр., кривая 1, считать за выражение хода утомления мышцы, то прежде всего для нас было бы непонятно, во-первых, появление нового повышения тетануса (между *B* и *C*) после временного его падения и, во-вторых, еще более непонятно, почему затем на совершенно, повидимому, утомленной мышце смена раздражения на более слабое дает сразу опять тетанус значительной высоты. Оба эти факта, и в особенности последний, не мирятся с общепринятым взглядом, по которому «крутизна в ходе утомления и обстоятельства, управляющие ею, опре-

деляют в то же самое время и наступление истощения».[1] В нашем случае, когда мышца, почти совершенно расслабленная наконец под действием сильного раздражения, способна отвечать снова значительными и продолжительными сокращениями на слабое раздражение или на раздражение меньшей частоты, очевидно, такая мышца еще не представляет в данный момент истощенным своего запаса сократительных сил. Если допустить в ней утомление, то не в том смысле, чтобы оно могло, как в приведенной сейчас цитате и как это обыкновенно принимается, служить выражением истощения мышцы. Однако, чтобы не придавать такому употребительному термину, как «утомление», нового и особого значения и в то же время чтобы обозначать как-либо то состояние расслабления, в которое мышца приходит скоро под влиянием сильных раздражений нерва, которое не есть истинное утомление и из которого она, *независимо от отдыха, одним ослаблением силы или частоты раздражения,* снова может быть приведена в деятельность,— мы можем для такого ее состояния пока употреблять выражение *«состояние Ps.»,* в соответствие тому, как для силы раздражения, поддерживающей мышцу в таком состоянии, мы приняли термин «раздражение *Ps.*».

Предстоит, таким образом, исследовать это особое состояние *Ps.,* которое не есть настоящее утомление мышцы. Исследование по самому положению дела, очевидно, должно быть направлено таким образом, чтобы получился ответ на вопрос о том, в каком отношении это состояние *Ps.* находится к основным свойствам мышцы. Повышена или понижена при этом ее раздражительность? Остается ли ее сократительность всегда хотя на некотором минимуме, как бы ни было сильно выражено это состояние, или она может быть за это время нуль, или даже мышца может при этом представлять бóльшую длину, чем в покое? Непосредственно к этому примыкает вопрос о том, как это особое состояние отзывается на

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 120

ее эластических свойствах. Еще более интересный вопрос заключается в том, как это особое состояние, не будучи, с одной стороны, утомлением и истощением мышцы, не будучи, с другой стороны, ясно выраженным состоянием деятельности ее сократительных сил, как это состояние отражается на сохранении последних? Сберегаются ли за это время ее сократительные силы? Происходит ли их восстановление вроде того, как это имеет место во время отдыха, или они неизбежным путем расходуются, хотя бы мышца и не производила никакой видимой внутренней и внешней работы?

Легко видеть, что дать на эти вопросы полные и детальные ответы не может единоличное исследование,— тем более, что такие или аналогичные вопросы и по отношению к обыкновенному состоянию деятельности и отдыха до сих пор в физиологии не получили еще законченного ответа. Но в общей форме приблизительный ответ, мне кажется, можно дать уже с накопившимся у нас в руках материалом, что мы и попытаемся сделать ниже. Только исследование эластических свойств мышцы в состоянии *Ps.* сравнительно с состояниями сокращения и отдыха пока не было затронуто нами: это предполагается сделать впоследствии, в связи с другим вопросом.

Затем, новые исследования, которые могут обещать пролить некоторый свет здесь, должны быть направлены на изучение электрических свойств мышцы во время трактуемых явлений. И очевидно: чтобы такое изучение было полно, оно должно быть проведено параллельно и на нерве. При этом рядом с гальванометрическими мне казались весьма желательны и опыты телефонические. Последние,— ввиду того, что трактуемые явления, как мы видели, оказываются стоящими в некоторой зависимости от частоты или периода раздражения. Между тем я знал по предыдущим моим опытам с телефоном,[1] что даже при той частоте раздражения, о которой

[1] «Телефонические исследования...», стр. 22 и сл. [*32*].

у нас была до сих пор речь, он открывает в мышце своеобразную способность изменять период действующих на нее импульсов. И действительно, как мы увидим, телефонические опыты, примененные к данному случаю, проливают значительный свет с этой стороны на исследуемые явления; они позволяют сблизить по внутренней причине, с одной стороны, явления усиления сокращения тетанизируемой мышцы при ослаблении силы раздражения, с другой — явления такого же с виду усиления при ослаблении частоты. Через это сближение, как мне кажется, дается в известной степени возможность составить себе некоторое предположение, если не объяснение, о тех свойствах мышцы, на которых основываются явления *Op.* и *Ps.*

Но прежде чем перейти к изложению материала, относящегося к поставленным здесь вопросам, мы должны предварительно остановиться некоторое время на описании общих методических условий наших опытов (следующая, II глава) и на некоторых частностях отношений между раздражением *Ps.* и раздражением *Op.* (III глава).



ГЛАВА II

УКАЗАНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНО МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

13. Для тетанического раздражения я пользовался до сих пор в настоящих исследованиях исключительно индукционным током. Причины этого понятны. Последний, как раздражитель, легче других доступен дозированию, менее других осложнен в своей роли раздражителя посторонними для дела возбуждения воздействиями на раздражаемый физиологический аппарат и в то же время лучше других раздражителей изучен в его роли раздражителя. Поэтому при исследовании таких явлений, как занимающие нас в настоящем случае, где иногда видимое для глаза уменьшение эффекта соответствует (что мы, напр., видели при действии экстраполярным катэлектротоном на тетанизируемое место нерва, § 10) не убыли, а усилению возбуждения,— при таких исследованиях совершенно преждевременно обращаться к химическому или механическому раздражению, не изучив предварительно вполне явления при электрическом раздражении, и именно индукционным током, насколько желательно избежать электротонических осложнений со стороны раздражающего тока.

Прерывистый индукционный ток нам необходимо было изменять прежде всего в отношении силы, потом — в отношении частоты.

14. Для изменения в силе тетанизирующего индукционного тока, нам служило, как можно было видеть уже из предыдущей главы, прежде всего передвижение вторичной спи-

рали по шкале санного индукционного аппарата. Чтобы удобнее и точнее отмечать время таких передвижений ее, к вторичной спирали была прикреплена в особой оправе заостренная на конце стальная пластинка, поднимающаяся и опускающаяся в вертикальной плоскости с помощью микрометренного винта. Действуя на последний, можно было легко устанавливать пластинку таким образом, что когда она вместе с вторичной спиралью передвигалась вдоль саней индукционного аппарата, то приостренный конец ее легко то наступал, то соскакивал с зубцов особой медной линейки, прикрепленной к саням индукционного аппарата как шкала. Зубцы на этой медной линейке были насажены (выпилены) через сантиметр, ширина каждого зубца 2 мм и, следовательно, промежутки, свободные между зубцами, представляли 8 мм. И эта линейка, с одной стороны, и стальная пластинка с другой стороны, были введены в цепь тока (2 Даниэля) с сигналом Депрэ. Таким образом, при каждом прохождении острия пластинки через зубец линейки замыкался ток, и сигнал делал отметину на записывающей мышечные сокращения поверхности, как это видно, напр., на кривой 3, вторая линия. Когда вторичная спираль быстро передвигалась вдоль санного пути, то отметины, соответствующие каждому сантиметру, сливались в белую полосу (как видно на кривых 1 и 2, вторая линия), которая указывала начало, продолжительность и конец такого передвижения вторичной катушки.

Индукционный аппарат не был градуирован. Пока окончательно не будут установлены и изучены исследуемые явления в их общем характере и в зависимости от разнообразных условий, совершенно преждевременно, конечно, устанавливать, какую *определенную* функцию от силы раздражения они представляют. Притом, некоторую близкую меру пропорциональных отношений для изменений силы раздражения мы имели в способе, изложенном через параграф ниже.

15. Для изменения силы раздражения сразу на большую величину и притом одну и ту же, мы пользовались наичаще

включением и выключением больших сопротивлений во вторичной цепи с раздражаемым участком нерва. Для этого служили стеклянные капиллярные трубки, наполненные насыщенным раствором $ZnSO_4$, согнутые дугообразно пополам и погруженные своими концами в отдельные резервуары (стаканчики) с тем же самым раствором, куда погружались и амальгамированные цинки, при посредстве которых эти жидкие реостаты и соединялись с проводниками вторичной цепи (*R* на рис. 1). Такие капиллярные трубки были под руками разной длины и разного внутреннего диаметра, и все дело устраивалось так, чтобы погружением одних и тех же двух амальгамированных цинков в резервуары той или другой трубки легко было употребить в дело ту или другую из них. Включение их в цепь производилось открыванием побочного замыкания, которым служила одна половина двойного гельмгольцевского ключа (*H*, рис. 1, половина a_1 с пружиной). Другая половина (b_1) этого ключа соединялась проволоками (ee_1) с одной стороны с батареей, с другой стороны — с сигналом Депрэ. При надавливании руки на это второе плечо двуплечного рычага замыкался ток, действующий на сигнал, и этот последни под миографической линией отмечал, таким образом, время устранения побочного замыкания между жидким реостатом и цепью вторичной спирали с нервом, т. е. другими словами: время включения сопротивления жидкого реостата во вторичную цепь.

Определение величины сопротивлений давалось условиями опытов. Если, напр., *MT* без введения сопротивления получался при 38 см отстояния катушек, а по введении сопротивления при 29, то я знал, что включение данного сопротивления эквивалентно передвиганию вторичной спирали на 9 см — конечно, в этих пределах шкалы индукториума или около того: на близкие расстояния катушек полученное таким образом число, очевидно, переносимо быть не могло. Но для моих целей это было совершенно достаточно. Имея такое сопротивление под руками и определив *MT* для данного случая, как

сейчас сказано, примерно при 38 см, я ставил вторичную спираль на 25 см и тетанизировал нерв, будучи уверен (по расчету вперед, § 3), что я имею дело с раздражением силы *Ps.* и что если я введу теперь сопротивление, открыв побочное замыкание к нему, то этим сразу переведу силу раздражения на *Op.,* как это я мог бы сделать, только медленнее, отодвигая индукционную спираль на 34 см. Таким образом, получена приведенная выше кривая 9, и этот способ практиковался мною весьма часто, особенно, когда было желательно определить точнее, насколько быстро совершается переход мышцы от состояния *Ps.* к *Op.,* или наоборот (ниже, глава III), что возможно, конечно, лишь при моментальной смене силы раздражения.

Такие жидкие реостаты остаются в течение долгого времени совершенно постоянными для наших целей. Надо только по прекращении опыта вынимать цинки и перед новым опытом их снова амальгамировать. Что сам реостат не дает чувствительных токов, в этом я убеждался, определяя *MT* сначала при одном закреплении идущих от него к вторичной цепи проволок, а потом поменяв обе проволоки в точках закрепления местами.

16. Для изменения силы раздражения индукционного тока *последовательно,* т. е. не крупными скачками, служил другой жидкий реостат. Этот последний применялся мною на манер того, как «длинный компенсатор» при гальванометрических опытах применяется для ответвления к гальванометру известной ветви тока. Он представляет собою стеклянный желоб (стеклянные трубки, срезанные по всей своей длине с одной стороны) с внутренним диаметром в самом широком месте 4 мм и глубиною 2.75 мм. Желоб наполнялся насыщенным раствором сернокислого цинка [1] (на концах, конечно, он был закрыт; укреплялся в горизонтальной плоскости). Известная

---

[1] Сопротивление 1 см длины желоба приблизительно около 200 ед Сим. (определено по способу Уитстона).

длина этого желоба, напр. 50 см, вводилась в цепь вторичной спирали индукционного аппарата посредством амальгамированных цинковых пластинок, поставленных на означенном расстоянии по длине желоба. Два других таких же цинка, из которых один устанавливался неподвижно, параллельно и в соприкосновении с одним из первых, а другой передвигался по длине желоба на такое или иное расстояние от него, служили для ответвления к нерву индукционных токов той или другой силы. Сначала устанавливался *МТ*. Как последний, наичаще избиралось для передвижного цинка расстояние 5 см от нуля шкалы этого реостата, и затем спираль придвигалась издали по шкале самого аппарата как раз на такое расстояние, чтобы мышца представляла слабый, но постоянный тетанус. На этом положении индукционная спираль оставалась потом все время опыта, а дальнейшие изменения в силе раздражения давались уже исключительно передвижением подвижного контакта по длине желоба. Сила раздражения, как видно, изменялась здесь пропорционально длине побочного замыкания (между второй парой цинков). В то же время, включая предварительно посредством первой пары цинков в цепь вторичной спирали реостат той или другой длины (50, 100 или 10 см), можно было делениям шкалы в побочном замыкании давать большее или меньшее относительное значение.

Этот способ последовательного изменения силы раздражения имеет очевидные преимущества перед тем, который получается передвиганием вторичной спирали (§ 14). При помощи его получены некоторые ниже приведенные кривые. Он в особенности должен получить приложение, когда нужно будет точнее определять относительные силы раздражения для первых *Op.* и *Ps.* и для вторых *Op.* и *Ps.*[1]

---

[1] Чтобы иметь возможность еще тоньше производить изменения в силе тетанизирующих индукционных токов, я применял: во-первых, включение во вторичную цепь с нервом, в качестве изменчивого побочного замыка-

17. Частота и вообще последовательность тетанизирующих индукционных токов являются тоже некоторым важным фактором в исследуемых явлениях (§ 6), и, следовательно, необходимо было при опытах постоянно обращать внимание на эту сторону дела.

ния, реохорда Дюбуа-Реймона, как это делается в опытах с раздражением постоянным током, и, во-вторых, включение того же самого реохорда в первичную цепь в качестве изменчивого сопротивления последней. Чтобы от последнего обстоятельства не изменялась частота колебаний прерывателя, для этого индуцирующий ток имел свою цепь с ртутным прерывателем, платиновый штифт которого был укреплен к концу молотка Гальске, но был изолирован от последнего, приводимого в движение особою батареею с неизменным сопротивлением. При том и другом способе индукционная спираль во время опыта должна была сохранять неизменное положение.

Второй способ представляет осложнение с той стороны, что при разных сопротивлениях в первичной цепи экстратоки в сравниваемых случаях развиваются различно, и, следовательно, отдельные индукционные удары изменяются в зависимости от сопротивлений не только со стороны силы, но и в отношении протекания во времени. Но этот способ и применен был мною лишь для контроля первого, и оба эти способа я оставил затем по причине, которая заслуживала бы того, чтобы получить разъяснение в интересах методики вообще. Именно, оказалось, что если очень постепенно усиливать тетанизацию по тому или другому из этих способов, то, прежде чем мы дойдем до той силы раздражения, которая дает сколько-нибудь значительный тетанус, мы встретим целый ряд явлений: одним градациям силы раздражения соответствует постоянно появление слабого тетануса, другим, промежуточным между первыми, также постоянно соответствует полное отсутствие возбуждения мышцы. Величина этих интервалов все становилась меньше и меньше по мере усиления раздражения, и в то же время она находилась в зависимости и от единицы, принятой для изменения силы раздражения. Можно было думать, что причина этих явлений лежит в свойствах физиологического аппарата около его порога раздражения. Однако причина, повидимому, чисто физическая. Если вместо физиологического препарата поставить во вторичную цепь телефон, то, усиливая и ослабляя аналогичным образом действующие на него индукционные токи, можно наблюдать, что при известных положениях передвижного контакта реохорда тон в телефоне вдруг заметно усиливается и в то же время изменяется в тембре, становясь более глухим. Даны ли условия для этого неравномерностью проволок реохорда по длине и через

Для тетанизации мне служил индукционный аппарат средней величины, самой обыкновенной в физиологических лабораториях формы.[1]

Когда в течение опыта не требовалось изменять частоту колебаний его прерывателя, то он пускался в ход с придатком Гольмгольца, и прерыватель устанавливался так, чтобы он действовал возможно равномерно и плавно. Это достигалось обыкновенно при средней частоте колебаний молотка.

Так как для нас обыкновенно выравнивание индукционных ударов при тетанизации не имело особого значения (§ 8, под 2), а в то же время требовалось во время опыта изменять значительно частоту раздражения, то часто собственный прерыватель индукционного аппарата оставлялся в стороне, а вместо того в качестве прерывателя к нему употреблялся молоток Гальске, построенный на особой и довольно массивной подставке. Натянув соответственным образом спиральную пружину последнего и установив подходящим образом винт с платиновым штифтом над молотком, можно было настраивать прерыватель на желательную частоту в пределах от 12 до 70—90 колебаний в 1 сек. В то же время с этим прерывателем можно было во время самого раздражения, только ввинчивая и вывинчивая осторожно винт, без всяких резких толчков и перерывов в действии его, изменять последовательно и плавно частоту колебаний в широких пределах. В этом можно убедиться, рассмотрев кривые, описанные в главе VIII. Как можно там видеть, при изменяющемся последовательно периоде колебаний молотка, нигде не замечается грубых скачков и приостановок в его действиях. Для наших целей — изменять частоту разражения во время самой тетанизации (§ 6

это неравномерностью в интимности контакта с ними передвижного мостика (что при чувствительности того и другого реоскопа может уже дать знать себя) или чем-либо другим, осталось нерешенным. К тому же я отказался пока от задачи производить в такой тонкой форме изменения силы раздражения.

[1] Число оборотов вторичной спирали на нем не показано.

и глава VIII) — мы могли признать эти действия молотка Гальске пока совершенно удовлетворительными.[1]

Головка винта у этого молотка, действием руки на которую и производились такие изменения в периоде тетанизирующих токов, была покрыта лаком и потом очень толстым и компактным слоем воска (с канифолью). Это было сделано потому, что прикосновение руки к первичной цепи, если бы не было принято мер к изоляции, сопровождалось бы изменением силы индукционных токов. Последнее обстоятельство констатировано было мною при других специальных опытах, которые до сих пор, правда, не закончены, но тем не менее установили с определенностью тот факт, что при самых слабых тетанизирующих нерв токах отведение одного из проводников к земле, будет ли то сделано во вторичной или в первичной цепи, отражается ясно усилением и ослаблением тетануса, смотря по тому, какой из проводников (положительный или отрицательный) отводится.

Для опытов с действием еще большей частоты раздражения употреблялись мною как прерыватели первичной цепи камертоны в 100 и в 250 колебаний в 1 сек.

Везде, где нет при описании опытов специальных указаний относительно частоты, подразумевается средняя частота колебаний молотка Гальске или та частота, когда он уже дает определенный и устойчивый музыкальный тон (около 50—60 колебаний в 1 сек.). Такая частота тетанизирующих токов *наичаще* всего и употреблялась нами. Это важно заметить.

18. Для наших опытов требовалось (§ 7), чтобы прерыва-

---

[1] Конечно, было бы лучше для таких целей употреблять прерыватели вроде — Марея (Du mouvement dans les fonctions de la vie, p. 383) или — Грюнхагена (Pflüger's Archiv, Bd. XXXIII, S. 296), где вращающееся скорее или медленнее колесо дает то или другое число перерывов в 1 сек. первичного тока. Но, насколько возможно, мы всюду стремились обходиться без постройки новых аппаратов. Пусть это обстоятельство, понятное русскому читателю, послужит к извинению и некоторой неточности способа, изложенного через параграф ниже.

тель индукционного аппарата действовал правильно и равномерно. Его действия проверялись посредством особого контрольного телефона (*T* на рис. 1) во вторичной цепи. Открывая к последнему специально для него предназначенный ключ Дюбуа K_1, можно было во всякое время, перед раздражением или все время раздражения, направить к нему прерывистый

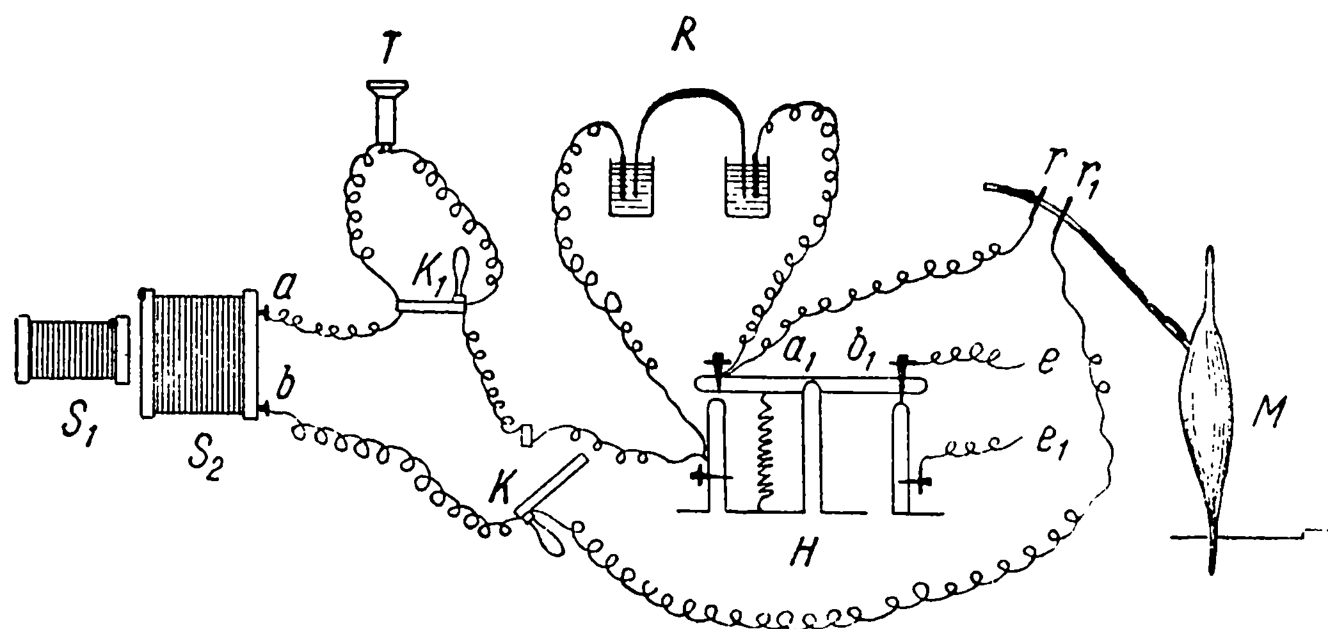


Рис. 1. Объяснение в тексте.

индукционный ток и таким образом судить, насколько хорошо действует прерыватель.[1]

Если камертон (парижские камертоны с платиновыми контактами) установлен хорошо, то он действует в качестве прерывателя гораздо лучше, равномернее, чем молоток Гальске или Вагнера, так как последние прерыватели в своих колебаниях существенно определяются прерываемым и замыкаемым ими током, и поэтому всякие неравномерности в замыканиях и

[1] И телефон (*T*) и жидкий реостат (*R*) соединялись всегда со вторичной цепью по длине проволоки *ar* (рис. 1), идущей к ближайшему к мышце электроду. Это делалось ввиду того, что телефон («Телефонические исследования...», стр. 86—89) [*96—99*], да в известной степени и жидкий реостат, когда они и отделены от вторичной цепи побочными замыканиями, дают в направлении к себе условия для униполярных действий тока. При принятом же расположении они предохраняют препарат от униполярных раздражений. Было бы напротив, если бы они примыкали к проволоке br_1.

размыканиях тока отражаются здесь уже неравномерностями в их колебаниях. При этих условиях невыгодно заставлять их действовать и под влиянием очень сильной батареи и очень слабой. Поэтому для первичной цепи при прерывателе Гальске я брал 2 больших Даниэля и в то же время посредством магазина сопротивлений Сименса (сопротивления от 0.1 ед.) вводил в цепь первичного тока такое сопротивление, при котором получался наиболее равномерный и плавный ход прерывателя. В то же время, чтобы сделать первичную цепь индукционного аппарата еще более независимой от неравномерностей контакта прерывателя, я устраивал таким образом, что для приведения молотка Гальске в колебание бралась батарея, отдельная от батареи первичной цепи (2 Даниэля). Для этой последней в качестве прерывателя платиновый штифт прикреплялся изолированно к концу молотка Гальске и, колеблясь вместе с ним, замыкал и размыкал первичную цепь в ртутной чашке, устанавливаемой под платиновым штифтом посредством микрометренного винта. Чтобы притупить искру этого ртутного прерывателя первичной цепи, и сюда вводилось сопротивление посредством реохорда Дюбуа, а в чашку со ртутью наливался спирт. Так как искры в этом случае не было совершенно (или почти) заметно, то при установке ртутной чашки под платиновым штифтом посредством микрометренного винта приходилось руководствоваться контрольным телефоном во вторичной цепи. Установленный таким образом ртутный прерыватель может действовать целые часы, не производя окисления ртути, или в конце опыта на ртутной поверхности остается только слабое облачко, которое во время действия прерывателя самим колеблющимся платиновым штифтом оттесняется к периферии под слоем спирта. При 2 больших Даниэлях в первичной цепи достаточно ввести как сопротивление 2 единицы реохорда Дюбуа или 5 единиц Сименса. Таким образом, перерывы ртутного контакта можно сделать возможно независимыми от окисления ртути. В послед-

нее время Кирн[1] для этого устроил ртутный прерыватель в безвоздушном пространстве. Но это возможно, по нему, только для очень малого числа колебаний и при посредстве очень сложной, специальной конструкции.

Если прикрепить платиновый штифт ртутного прерывателя для первичной цепи не на молоток Гальске, а на ножку электромагнитного камертона, которому его собственный батарейный ток должен только помогать в колебаниях, а не определять существенно их характер, то действия такого прерывателя первичной цепи были бы еще более совершенны. Но мы, имея в распоряжении только камертоны сравнительно большего числа колебаний и в то же время будучи задачей опытов принуждены держаться преимущественно в пределах частоты колебаний молотка Гальске, должны были пока удовлетвориться описанной постановкой. Нам кажется, что наиболее равномерно и правильно действующий прерыватель для индукционного аппарата мог бы всего проще быть построен описанным сейчас способом.[2] Слушая в телефон и поднимая ртутный купол посредством микрометренного винта, можно установить такой прерыватель на многие часы. В то же время введение сопротивления в первичную цепь, не изменяя периода колебаний в данных условиях, может быть вместе с тем направлено в желательной степени и к выравниванию индукционных ударов замыкательных и размыкательных в отношении раздражающей силы.[3]

19. В некоторых опытах (глава IV и сл.) ставилось задачей: переносить быстро, *без перерыва в действии,* тетаническое раздражение с одного места нерва на другое. Употре-

---

[1] Ann. der Physik u. Chemie, 1883, Bd. 22, S. 135.

[2] Рекомендуемый Кронекером капилляр-контакт с приспособлением для промывания его (Hermann, Handbuch der Physiologie, Bd. II, 1, S. 38) страдает, однако, все-таки значительными недостатками, как известно.

[3] Du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen. Leipzig, 1875, Bd. I,. S. 230.

бительный способ в аналогичных случаях — полевская виппа без креста — очевидно, для данного требования являлся неудовлетворительным. Для этого я применил двухплечный гельмгольцевский рычаг (рис. 2). С одной половиной его соединялась одна пара раздражающих электродов, напр. верхняя пара rr_1, на рис. 2 с правой половиной, нижняя пара ee_1 с левой, несущей пружину F. Полюсы вторичной

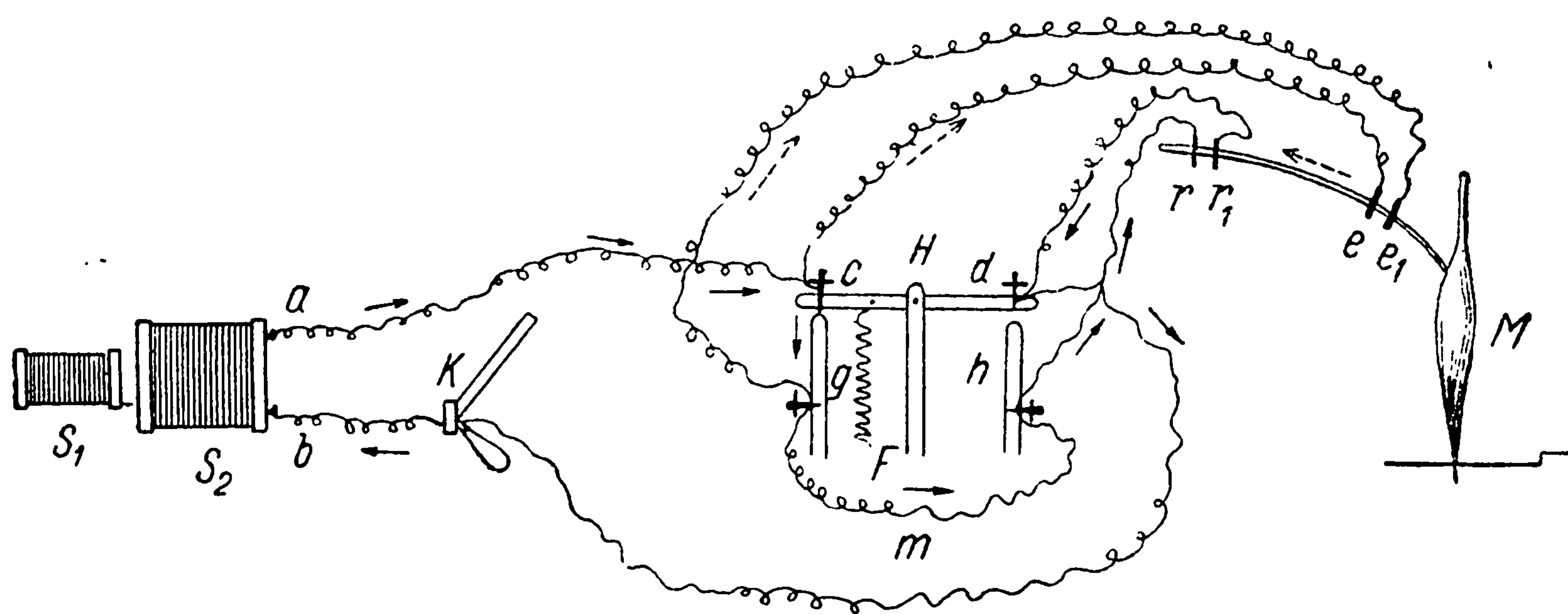


Рис. 2. Объяснение в тексте.

спирали были соединены — один с одним плечом рычага, другой — с другим (a с c, b с d). Так как в то же время нижние стойки g и h были постоянно соединены друг с другом толстой проволокой m, то вследствие такого расположения, получалось то, что когда индукционные токи действовали на нерв через одну пару электродов (на рис. 2, rr_1), то в это время другая половина с опущенным плечом рычага представляла побочное замыкание для другой пары электродов (на рис. 2, левая половина и электроды ee_1). Стоило теперь только нажать на приподнятое плечо рычага и сразу, с опусканием его и поднятием противоположного плеча рычага, отношение извращалось,— раздражение переводилось на другой участок нерва, с другой парой электродов. Когда же не требовалось совсем раздражать нерв, то для этого следовало только закрыть ключ Дюбуа (K) между вторичной спиралью и гельмгольцевским двойным ключом.

На рис. 2 изображен стрелками путь индукционного тока, когда раздражается верхний участок нерва (rr_1). Можно видеть, что нерв в ee_1 не подвергается в это время действию раздражения, но при всем этом дело получает такой вид, как будто бы полюс a индукционного аппарата, начиная от левой половины гельмгольцевского ключа, ветвился: один путь к нерву показан стрелками, но в то же время оба отходящие отсюда электрода ee_1 могут быть рассматриваемы как один, и по этому пути, а затем по нерву ee_1 до r_1, циркулирует известная часть тока. Что это так, в этом нельзя сомневаться. Следует примириться с тем, что эта последняя ветвь тока, когда расстояние r_1—e между двумя парами электродов большое (1.5—3 см), а у каждой пары в отдельности сравнительно не велико (около 4 мм обыкновенно),— что эта ветвь тока в смысле раздражения проходимой ею части нерва не играет серьезного значения и не нарушает смысла наших опытов (глава IV, § 35). В этом можно было убедиться перевязкой нерва между двумя парами электродов. В том же можно было убедиться, употребляя для перевода раздражения с одной пары электродов на другое виппу без креста: в последнем случае явления получались те же, с той лишь прибавкой, которая должна вытекать из обстоятельств, что в этом случае перевод раздражения совершается не столь мгновенно и происходит некоторый перерыв в действии раздражения. А вмешательство этого последнего момента можно было определить специальными на этот счет опытами (§ 42).

20. В других опытах, напротив, ставилось задачей: в одной и той же точке нерва производить раздражение то от одного индукционного аппарата с известной силой или периодом раздражения, то тотчас же это раздражение сменять на раздражение от другого индукционного аппарата другой силы или другого периода. И в этом случае, как и в предыдущем, важно было такую смену производить возможно быстро, без перерыва в действии раздражения. Для этой цели мы пользовались опять же гельмгольцевским двойным ключом и тем же

расположением, что и в предыдущем параграфе, с той лишь разницей, что теперь, напротив, путь между нервом и ключом Гельмгольца был один, а от ключа шли 2 отдельных пути к каждому из двух индукционных аппаратов. Когда на нерв действовали индукционные токи одного индукционного аппарата через половину ключа с приподнятым плечом рычага, в это время между другим индукционным аппаратом и нервом другая половина ключа, с опущенным плечом рычага, образовала побочное замыкание.

Понятно, что в таких опытах оба индукционных аппарата имели отдельные батареи и ставились не близко друг от друга и под прямым углом друг к другу.

21. Когда утилизировались опытом обе половины гельмгольцевского двойного ключа, как в двух последних параграфах, и при этом требовалось отмечать время переведения раздражения с одной стороны на другую, тогда на приподнятое в покое плечо (без пружины) рычага, по его длине, приклеивался маленький деревянный брус, по которому тянулась платиновая проволока и, спускаясь вниз на некотором расстоянии от свободного конца этого плеча рычага, приходилась над чашечкой со ртутью. Последняя устанавливалась на особой подставке с микрометренным винтом таким образом, что как только производилось нажимание на приподнятое плечо двойного ключа, конец платиновой проволоки погружался в ртуть и замыкал цепь тока, действующего на сигнал Депрэ.

Во всех опытах, как, напр., в § 15, где надо было отмечать только время устранения побочного замыкания (открывания ключа Дюбуа), таким побочным замыканием служила половина гельмгольцевского ключа, плечо рычага которой снабжено пружиной. Другая половина при надавливании на ее плечо служила для замыкания тока для сигнала Депрэ как отметчика этого момента.

22. Наичаще препаратом служил лягушечий m. gastrocnemius с n. ischiadicus. Последний отпрепаровывался всегда по

всей длине с куском позвоночника, чтобы устранить возможное влияние поперечного разреза нерва на место раздражения. Где не оговорено в тексте или в примечаниях к кривым, везде и подразумевается этот препарат.

В некоторых опытах как препарат употреблялся m. triceps femoris. Он оставлялся в верхней части в связи с остальными мышцами бедра, нижнее сухожилие его отпрепаровывалось и соединялось с пишущим рычагом. Голень была предварительно, конечно, отрезана. Для защемления служили остатки тазовых костей; нерв для раздражения отпрепаровывался только в тазовой области. В опытах с кураризованными мышцами нередко употреблялся m. sartorius.

На кролике были произведены сравнительно очень немногочисленные опыты, лишь насколько это было необходимо, чтобы убедиться, что явления *Op.* и *Ps.* могут быть перенесены и на мышцы теплокровного животного. Здесь отпрепаровывалось только ахиллесово сухожилие, и оно соединялось с пишущим рычагом вроде мареевского myographe simple. N. ischiadicus перевязывался возможно высоко, оставлялся внутри раны и раздражался при посредстве людвиговских электродов, построенных для таких случаев. Только в контрольных опытах нерв был перерезан, и вынимался из раны для раздражения его периферический конец. Лапка и верхняя часть бедра кролика фиксировались к чермаковскому кроличьему столу посредством лент из холста.

23. В опытах с лягушечьим препаратом миографом служил пфлюгеровский миограф. Он записывал сокращения мышцы на вращающемся цилиндре. Для этой цели к рычагураме пфлюгеровского миографа прекреплялся вместо его пишущего штифта легкий деревянный рычаг с пером из растительного пергамента. Мышечные сокращения записывались увеличенными обыкновенно в 6.5 раза. Чтобы ослабить влияние подбрасывания (Schleudern) на миографическую кривую, для этой цели к рычагу миографа от основной доски аппарата поднималась наклонно сильная резиновая лента. Она

не прикреплялась к доске неподвижно, а придавливалась к ней на этом конце тяжелой гирей часов. Таким образом, ее можно было каждый раз натянуть по желанию, т. е. обратить в более или менее сильную пружину, противодействующую бросательному действию сокращающейся мышцы. Однако в некоторых важных случаях, в интересах пущего контроля, мышечные сокращения записывались миографом Марея (myographe simple), где условия для подбрасывания ослаблены самой конструкцией. Такой контроль казался необходимым, напр., в случаях, подобных наблюдаемому на кривой 1, принятой нами за типичную во многих отношениях, чтобы убедиться, что происхождение долины под буквой *B* не дано недостатками графического приема с этой стороны.

Мышцы лягушки отягощались обыкновенно не сильно, 30—50 г. Вращающийся цилиндр — очень массивный — приводился в движение мотором Депрэ с более или менее сильной батареей, смотря по тому, какая требовалась скорость. Кроме того, скорость вращения цилиндра можно было изменять, ставя его на ту или другую из трех осей, соединенных друг с другом системой зубчатых колес.

Скорость вращения цилиндра записывалась, когда она была мала, при помощи часов с прерывателем или при помощи метронома; когда же она была велика, то при помощи электромагнитного камертона в 100 колебаний в 1 сек. Во всех этих случаях записывание производилось электромагнитными отметчиками, и таковым для записывания времени часто служил регистрирующий телефон («téléphone — enregistreur de la parole» фирмы Вердэна в Париже). У него, вместо телефонной пластинки, на особой ножке, пружинящейся и укрепленной к амбушуре телефона с одной стороны, поддерживается перед магнитом телефона якорь из мягкого железа. Последний можно устанавливать ближе или дальше от магнита натяжением особого резинового шнура, спускаю-

щегося к нему сверху от вращающегося винта. Якорь снабжен рычагом с пишущим пером. От свойств такого отметчика — очень чувствительного — зависит своеобразный характер отметин, как видно, напр., на кривой 1 линия 3, сразу отличающий его отметины от таковых сигнала Депрэ, который употреблялся во всех других случаях как записывающий электромагнит.



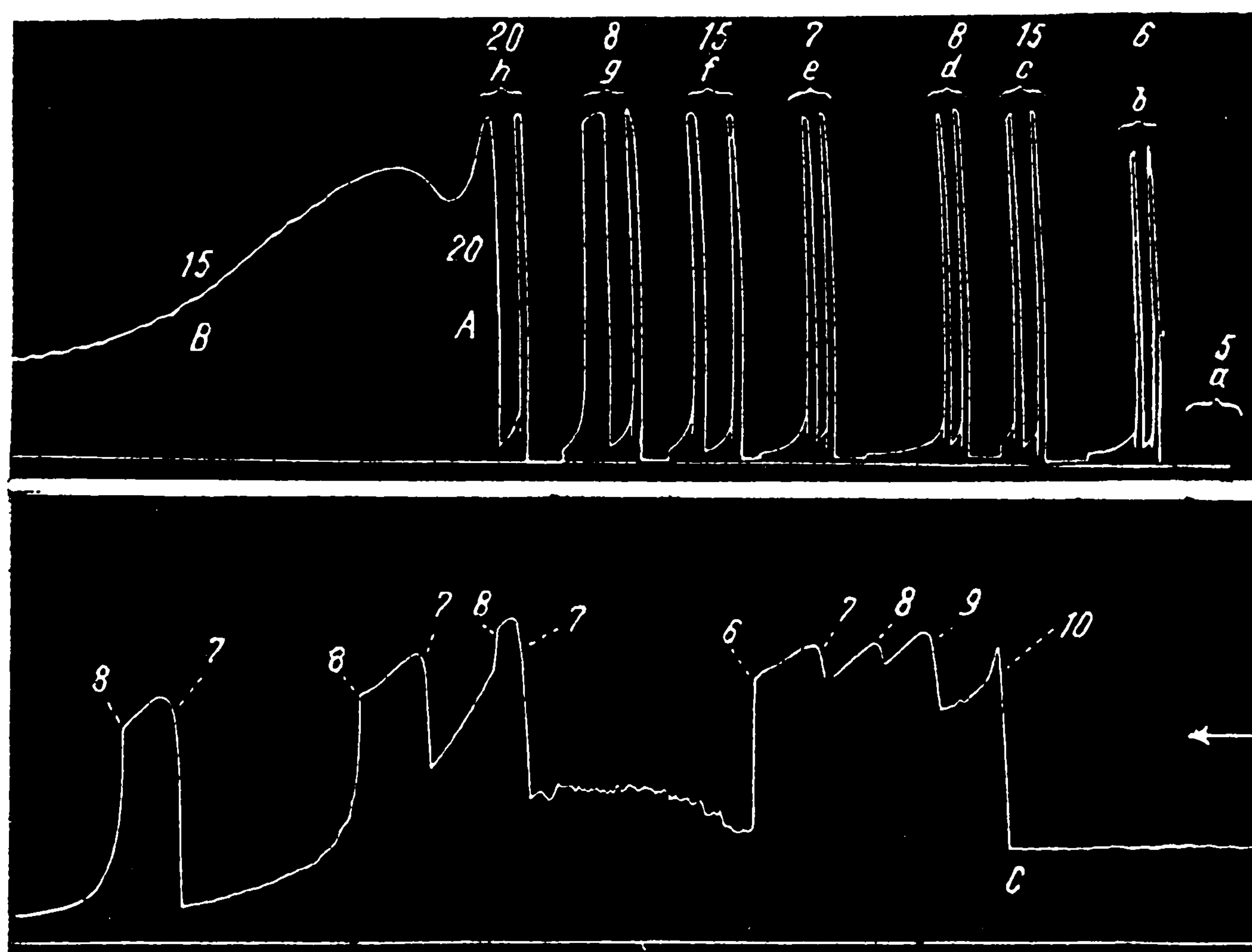
ГЛАВА III

ДАЛЬНЕЙШЕЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ OPTIMUM И PESSIMUM РАЗДРАЖЕНИЯ

24. В главе I мы занимались общей характеристикой явлений смены силы раздражения во время тетанизации. При этом, чтобы тотчас же определить приблизительно отношение этих явлений к известным установленным фактам физиологии и наметить те главные вопросы, которые возбуждаются своеобразностью изложенных там наблюдений, мы должны были отложить на время рассмотрение некоторых частностей, характеризующих самые явления. Это удобно сделать теперь, после изложения в предыдущей главе методов исследования.

Так, мы описывали в главе I (§§ 3 и 5) приблизительное, могущее быть вперед рассчитанным место на шкале индукционного аппарата для силы раздражения *Ps.* и для силы раздражения *Op.* Из сказанного там можно было видеть, что раздражение *Ps.* есть сильное раздражение,— следовательно, такое, которое должно быть отнесено наверно к раздражениям *максимальной* силы и которое дает на совершенно свежей мышце тетанус максимальной высоты (имеющий лишь очень небольшую продолжительность, чему примером и служила кривая 1). Но раздражение *Op.,* лежащее ниже на шкале, принадлежит ли оно также к тетаническим раздражениям максимальной силы? Этого нельзя было видеть из предыдущего изложения.

На этот вопрос опыты дают ответ в положительном смысле. И раздражение *Op.* есть раздражение максимальной силы. В этом можно убедиться двумя способами:

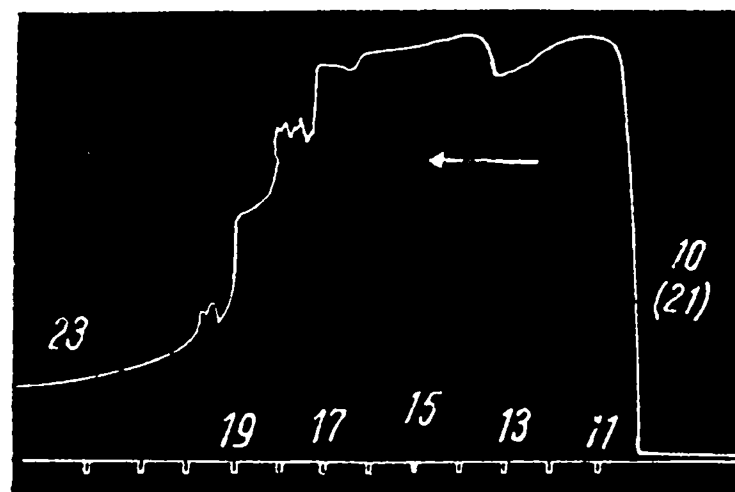


Кривая 13. Индукционная спираль все время опыта находилась на расстоянии 22 см. Сила раздражения изменялась через жидкий реостат как побочное замыкание вторичной цепи (§ 16). Цифры при буквах *a—h* означают число сантиметров длины реостата в побочном замыкании (между точками ветвления). Длина всего реостата во вторичной цепи 50 см, как представлено в виде примера в § 16. *MT* (тетанус *a*) = 5 см, 6 см дает submaxim'альные тетанусы *b*; 7 и 8 см — раздражение силы *Op.* (тетанусы *d*, *e*, *g*); 15 и 20 см — будущее раздражение *Ps.* (тетанусы на свежей мышце *c*, *f*, *h*).

а) тетанизируя совершенно свежий нервно-мышечный препарат короткое время через раздражение силы *Ps.*,[1] а потом,

[1] Термины *Op* и *Ps* в нашем смысле неприложимы к совершенно свежему препарату и первым моментам тетанизации. Поэтому, когда мы употребляем выражение «раздражение силы *Ps.*», то этим желаем обозна-

после некоторой паузы, через раздражение силы *Ор.,* потом опять через раздражение силы *Ps.* и т. д. и записывая высоту получающихся непродолжительных тетанусов. Начало кривой 13 представляет нам пример этого. Тут каждая пара тетанусов, падающих под одну и ту же букву (*a*—*h*), получена при одной и той же силе раздражения. От *c* до *h* все они максимальной высоты, но между тем как 3 пары *c, f, h* получены при раздражении силы *Ps.* (на свежем препарате и с паузами между ними,— оговоримся еще раз), другие 3 пары *d, e, g* вызваны силой раздражения *Ор.* В том и другом убеждает нас дальнейший ход этой кривой, где затем производится сначала продолжительная тетанизация силой раздражения *Ps.,* а потом через смену силы раздражения проанализирован ближе *Ор.,* над чем подробно мы остановиться должны будем в скором времени ниже (§ 23, 29 и 41), или же



Кривая 14. Индукционный аппарат с придатком Гельмгольца. $MT = 21$ см. Вторичная спираль записывает передвижение ее на 1 см зубцом на второй линии (§ 14). Как видно, тетанизация началась при 10 см, и когда раздражение было ослаблено до 13 (*Ор.*) см, то начавший падать тетанус опять поднялся до максимальной высоты.

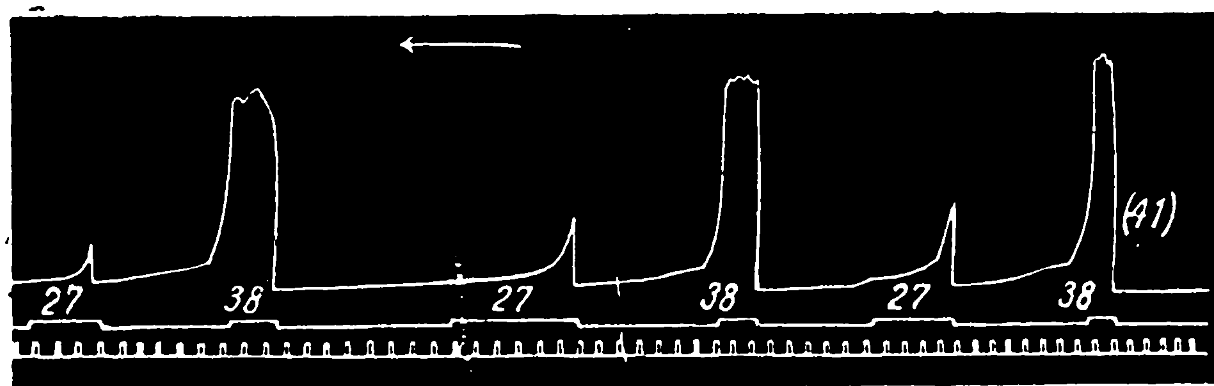
b) тетанизируя сначала совершенно свежий препарат силой раздражения *Ps.* (по предварительному расчету), а потом, как только тетанус под действием его начнет падать, вызывая ослаблением раздражения до *Ор.* новое поднятие те-

---

чить ту силу раздражения прерывистым током, которая, действуя известное время на препарат, приведет его к состоянию *Ps.* и тогда она станет на деле «раздражение *Ps.*», а пока она может на свежем препарате давать энергичные сокращения. Та же разница принимается и между выражениями: «раздражение силы *Ор.*» и «раздражение *Ор.*»

танической кривой до максимальной высоты, наблюдавшейся вначале [кривая 14].

25. Итак, и раздражение силы *Ps.* и раздражение силы *Op.* дают на свежем препарате тетанические сокращения максимальной высоты. Но они далеко не одинаково действуют, когда мы их прикладываем в отдельности, через некоторые бо-



Кривая 15. Раздражается с нерва мышца довольно утомленная, поочередно через *Ps.* и *Op.*, но с паузами между сменами. Поднятия второй линии соответствуют продолжительности отдельных приемов тетанизации, промежутки между этими поднятиями соответствуют паузам между ними. Цифры над отдельными тетанусами обозначают в сантиметрах деления шкалы индукционного аппарата. *MT* в начале опыта был приблизительно около 41 см.

лее или менее длинные паузы, к утомленному препарату. Чем последний ближе к полному истощению, тем более и более эффект от приложения раздражения *Ps.* приближается к отдельному начальному сокращению (Anfangszuckung Бернштейна, который тоже не есть в действительности отдельное сокращение, а очень короткий тетанус,[1]) в то время как приложение к тому же препарату раздражения силы *Op.* способно дать еще довольно значительный и продолжительный тетанус. И эта разница в эффектах зависит не только от степени истощения мышцы, но, как можно ожидать, в извест-

[1] K. Schönlein, Archiv. für (Anat. u.) Physiologie, 1882, S. 233.

ной степени и от продолжительности паузы между отдельными приемами тетанизации. Чем паузы между ними короче, тем резче выражена эта разница. Явления смены раздражения *Ps.* на *Op.* и представляют, наконец, такой случай, когда эта пауза сведена к нулю [кривая 15].

26. Если оказывается такая разница в последующих действиях между раздражением силы *Ps.* и раздражением силы *Op.*, будем ли мы их сменять непосредственно друг на друга (глава I) или через некоторые паузы (предыдущий параграф), то можно ожидать, что кривая тетануса должна иметь разный ход в двух сравниваемых случаях: один раз, когда с самого начала свежий препарат непрерывно тетанизируется все силой раздражения *Ps.*, другой раз — силой раздражения *Op.*

И в самом деле, хотя то и другое раздражение дает вначале тетанус максимальной высоты, но в ходе кривой обнаруживается следующая разница.

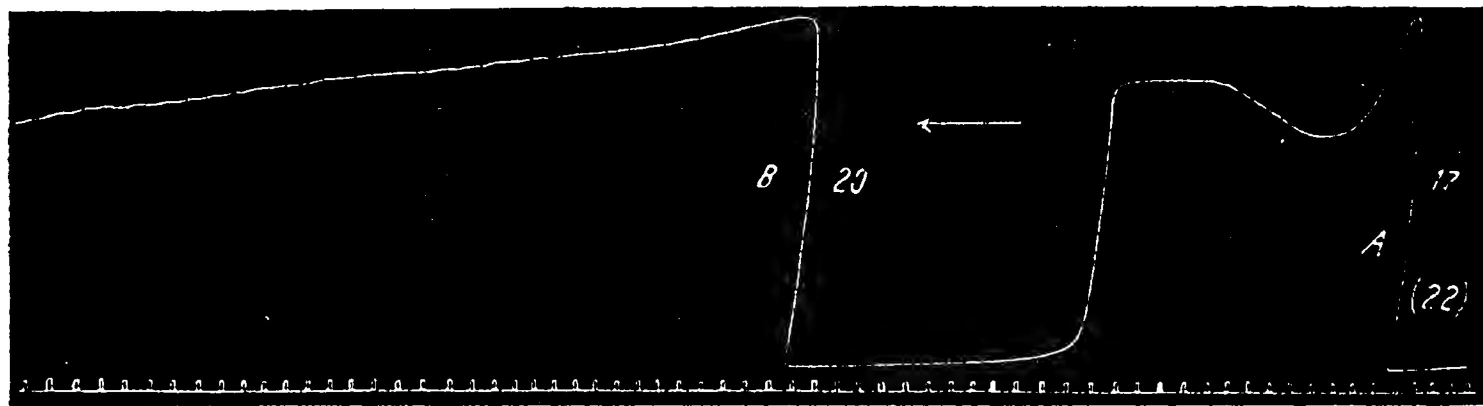
А. *Под действием раздражения силы Ps.*

Тетанус, как на кривой 1, сравнительно очень быстро нарастает до максимума и начинает затем опять быстро падать.

Но через некоторое время он снова (между *B* и *C*) получает менее высокое, но обыкновенно более продолжительное поднятие,— будем называть: *вторичное тетаническое поднятие*. Через более или менее длинное время это последнее переходит снова в более или менее сильное расслабление мышцы.

После этого *вторичного тетанического падения* иногда наблюдается *третичное тетаническое поднятие*. Это последнее никогда не достигает высоты вторичного и вообще сколько-нибудь значительной высоты; оно еще более растянуто во времени и чрезвычайно постепенно переходит в новое падение. Часто все течение кривой представляет при этом после вторичного падения зубчатость: непосредственным наблюдением мышцы можно убедиться, что мышца производит тогда отдельные фибрилярные сокращения. Трудно с уверенностью сказать, соответствуют ли последние некоторой неуловимой

для наблюдения неравномерности действий прерывателя, или причина их целиком лежит уже в свойствах физиологического препарата за это время. Ввиду того, что в некоторых случаях этой зубчатости и волнистости кривой не наблюдается, в других же случаях очень постоянно это встречается именно в данной фазе тетанизации, есть повод предположить, что и та и другая причины могут быть в известной степени замешаны в дело, т. е. эта фаза тетанизации благоприятствует



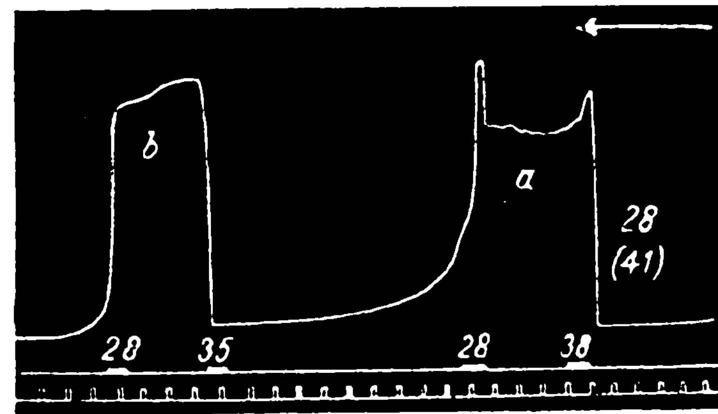
Кривая 16. Прерыватель первичной цепи — камертон 100 колебаний в 1 сек. *MT* = 22 см. *A* — тетанус на свежей мышце при раздражении силы *Ps.* (17 см). *B* — тетанус после паузы в 14 сек. на той же мышце при раздражении силы *Op.* (20 см).

обнаружению в такой форме со стороны мышцы малейших неправильностей в действиях прерывателя.

Следует добавить еще к сказанному, что долина между первичным и вторичным тетаническими поднятиями (под *B* на кривой 1) может быть в разных случаях выражена то сильнее, то слабее. Иногда она представляется только слабым углублением,— случай на кривой 1 можно считать уже очень сильно выраженным. Но она всегда наблюдается при тетанизации свежего препарата, начиная вверх от той частоты раздражения, которая была наиболее обыкновенна в наших опытах (§ 17). На препаратах же несвежих, уже тетанизировавшихся значительно, как бы долго мы ни давали им потом отдыхать, тетанус обыкновенно падает с большей или меньшей быстротой, не представляя вторичных повышений.

В. *Под действием раздражения силы Ор.*

Тетанус, по сравнению с предыдущим случаем (и опять же имея в виду свежий препарат), нарастает несколько медленнее до максимальной высоты и — что много важнее и типичнее — он гораздо дольше держится на этой высоте и затем представляет очень постепенное падение без вторичного поднятия. Было бы излишне входить в дальнейшее описание такой кривой, самой обыкновенной, какую привыкли наблюдать при тетанизации мышцы. Вместо этого мы обратим внимание на кривую 16. Здесь тетанус *B* получен раздражением силы *Ор.* уже после тетанизации силой раздражения *Ps.* (*A*) и прошла между ними пауза только в 14 сек. Однако мы видим, что и теперь этот второй тетанус, достигая того же максимума высоты, как можно убедиться непосредственным измерением, падает гораздо медленнее — за одинаковое время с первым он представляет бо́льшую площадь.



Кривая 17. 2-я линия отмечает передвижение индукционной катушки, 3-я — секунды. *MT* = 40 см. Тетанус *a* suboptim'альный, тетанус *b* — *Ор.* Они сменяют *Ps.* = 28 см.

27. Нам следует остановиться еще несколько подробнее на определении *Ор.* и *Ps.* Очевидно, что optimum раздражения, в принятом нами значении, есть, строго говоря, та сила раздражения, которая, являясь на смену более сильному раздражению, может дать наибольшей высоты тетанус при данном состоянии мышцы. При еще более слабых, чем он, раздражениях мы получим suboptim'альные сокращения меньшей высоты; при раздражениях немного более его сильных мы получим тетанические сокращения опять меньшей высоты, соответствующие переходным формам между *Ор.* и *Ps.*

Suboptim'альные раздражения узнать очень легко. При

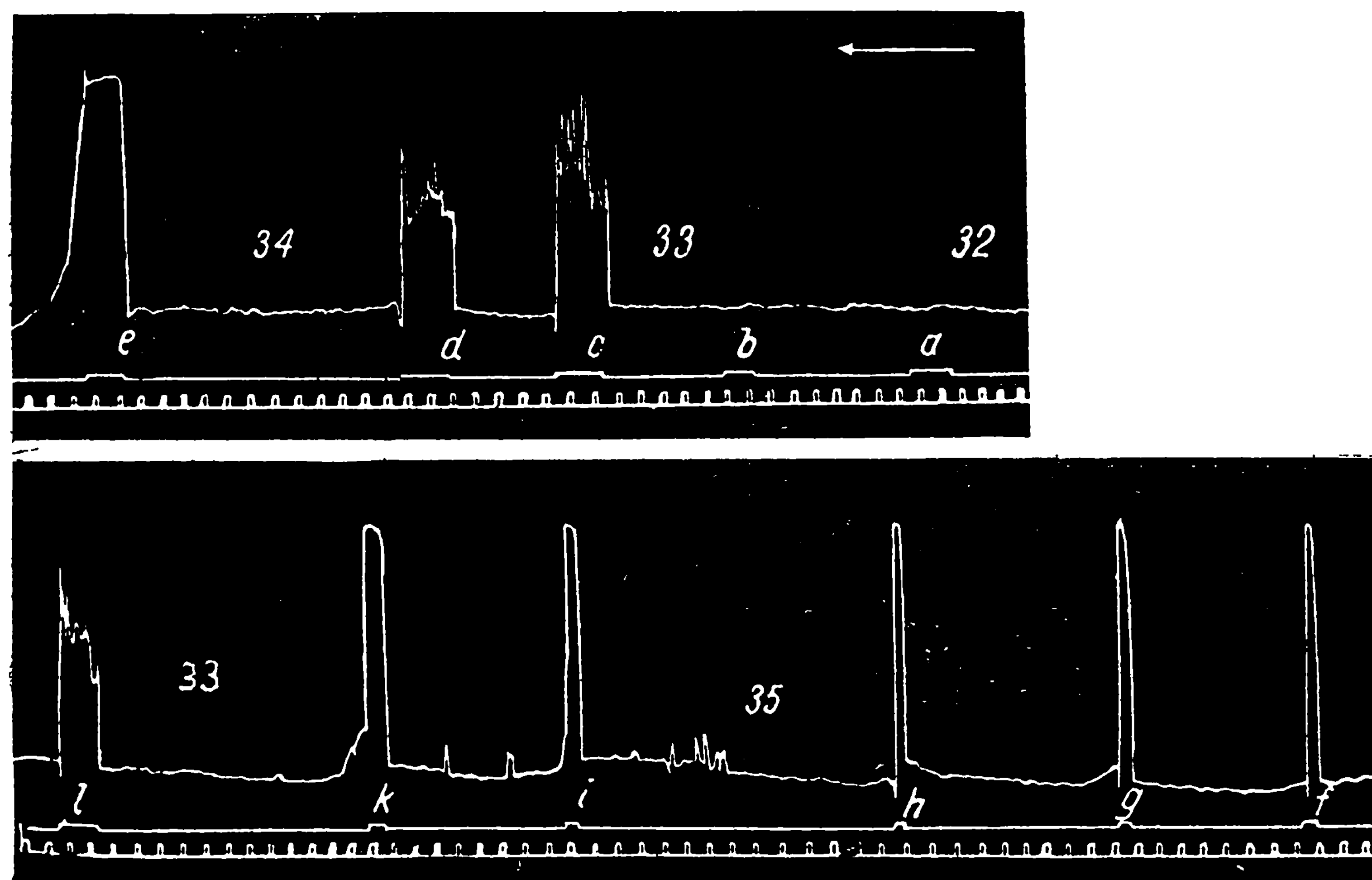
переходе к ним от *Ps.,* и обратно, получаются в начале и конце тетануса более высокие поднятия (рога тетануса *a* на кривой 17), падающие на временное прохождение через *Op.*

Для переходной силы раздражения между *Ps.* и *Op.* очень характерна и постоянна резко-зубчатая колеблющаяся кривая тетануса (тетанусы *c, d, l* на кривой 18).

28. Если менять, как в предыдущем параграфе, силу раздражения в крупных колебаниях, то *Op.* получает совершенно резко ограниченное значение. Однако этому термину не следует придавать абсолютного и тесно очерченного значения. Если мы заменим *Ps.* раздражением *Op.* и будем поддерживать последнее более продолжительно, то тетанус и под влиянием его начинает через известное время падать. В этот момент мы можем, ослабив немного еще силу раздражения, найти для *данного состояния мышцы* новый *Op.* Когда и под влиянием последнего начнется ясно падение тетанической кривой, мы в состоянии некоторым новым ослаблением раздражения снова ее поднять, т. е. для данного момента тетанизации констатировать опять новый *Op.,* а прежний *Op.* для мышцы может теперь оказаться уже *Ps.* На второй половине кривой 13 мы и наблюдаем совершенно ясно подобные отношения. Тут раздражение 8 (и даже 9) ед. предварительно действовало как *Op.,* но потом, приходя на смену более слабого раздражения 7, оно действует уже как *Ps.*

Кривая 13. Начало ее описано уже выше, § 24. Там сказано, что сила раздражения изменялась через ответвление индукционных токов к нерву посредством жидкого реостата в побочном замыкании вторичной цепи. При *A* начинается продолжительная тетанизация мышцы с нерва сначала при длине побочного замыкания 20 см. При *B* побочное замыкание сводится к 15 см, но это не изменяет дела. При *C* — к 10 см: получается значительное тетаническое поднятие, но быстро падающее. Потом через известные промежутки времени раздражение сводится скачками к 9, 8, 7, 6 см длины побочного замыкания, как видно по соответственным цифрам над кривой. Раздражения 9 после 10, 8 после 9, 7 после 8 поднимают падающий каждый раз тетанус. Раздражение 6 см

(около $MT = 5$ см) уже не в состоянии поддерживать сколько-нибудь значительный тетанус: он получает здесь колеблющийся ход и все-таки постепенно нарастает. Дальше 3 раза сила раздражения 7 сменяется на 8; теперь 8, сменяя 7, действует каждый раз и все решительнее как *Ps.*



Кривая 18. 2-я линия отмечает поднятиями время введения капиллярного сопротивления во вторичную цепь. Когда сопротивление не введено, то можно передвигать индукционную спираль в пределах нескольких сантиметров, и раздражение остается попрежнему *Ps.* Такие передвижения и производятся в промежутках между поднятиями *a* — *l* 2-й линии. Время передвижений отмечено каждый раз той цифрой шкалы индукционного аппарата, на которую ставится при этом вторичная спираль. Как видно, при установке вторичной спирали на 32 см, раздражение остается *Ps.* и по введении сопротивления (время *a, b*); при установке ее на 33 см — введение сопротивления даст тетанусы *c, d, l* характерной переходной формы; при установке на 34 включение сопротивления ведет почти к *Op.* (тетанусы *e* — *h*); последний получается через включение сопротивления лишь при положении вторичной спирали при 35 см шкалы (тетанусы *i, k*). Сильные зубцы на миографической линии между *h* и *i*, *i* и *k* во время раздражения *Ps.* соответствуют неправильности в действии прерывателя.

Если мы обратим внимание на всю кривую 13 от начала, то мы легко можем видеть, что на свежем препарате всякая сила раздражения от 7 единиц шкалы и вверх до 20 (дальше этого раздражение не усиливалось) дает максимальный тетанус и, следовательно, optimum возбуждения. Другими словами: *для свежего препарата всякое раздражение максимальной силы есть раздражение — optimum. Но по мере истощения мышцы optimum раздражения ограничивается все более и более на minimum силы раздражения, потребной для приведения (через некоторое время) свежего препарата в тетанус максимальной высоты.*[1]

Сейчас сказанное верно не только для явлений смены силы раздражения во время тетанизации, но в известной степени, как можно усмотреть, применимо и к тому, что изложено в § 25 относительно явлений, наблюдающихся в разных фазах истощения мышцы, когда она через некоторые паузы подвергается отдельным приемам тетанизации.

Произведенный здесь более близкий анализ понятия *Op.* становится, повидимому, в противоречие с тем, что говорилось во всем предыдущем изложении. Там везде раздражение *Op.* является очень постоянным и устойчивым все время опыта. Но, во-первых, мы там везде говорили об *Op.* в не-

---

[1] Не спускается ли optimum по шкале раздражения еще ниже при сильном истощении мышцы, т. е. на сильно истощенной мышце не получается ли *Op.* уже при раздражениях submaxim'альных для свежего препарата,— на это опыты не дают решительного указания. Притом этот вопрос можно ставить лишь условно, именно относя его к определенной точно частоте раздражения и принимая во внимание время, необходимое для достижения тетанусом максимальной высоты, как это выяснится в особенности из последних глав изложения. Minimum максимального раздражения при тетанизации не определяется очень точно, так как есть такие силы раздражения, которые при столь кратковременном действии, как на кривой 13, вначале дают submaxim'альные тетанусы, но если их оставить дольше действовать на мышцу, то они доводят мышцу до максимума тетанического сокращения (Hermann, Handbuch der Physiologie, Bd. I, 1, S 41).

которой его общей, валовой форме, не подвергая его более близкому расчленению, как во второй половине кривой 13; во-вторых, как мы убедимся ниже, если бы вместо того, чтобы во второй половине кривой 13, начиная от *C*, почти все время поддерживать тетанус на значительной высоте, меняя немного силу раздражения, мы, напротив, продолжали бы, как и в первой половине (перед *C*), тетанизацию прежней силой раздражения *Ps.* (20, 15 см), лишь изредка, на короткое время, сменяя ее на 9, 8 или 7, то при таких сменах все эти последние силы раздражения *продолжали бы давать одинаково* приблизительный *Op.*,— одним словом, все время продолжала бы получаться картина, одинаковая с той, какая наблюдается и во второй половине кривой 1 или на кривой 9. Причина этого выяснится в главе VI.

Как видно, *Op.* раздражения сдвигается в известных пределах все вниз по шкале раздражения в зависимости от продолжительности предыдущего деятельного состояния мышцы (подробно ниже). Но он сравнительно скоро после начала тетанизации сводится к некоторой силе раздражения и здесь перемещается мало, если условия тетанизации раздражением *Ps.* остаются одинаковыми. Поэтому можно говорить в *общей форме о некотором определенном Op. для данной мышцы при данных условиях тетанизации.* В этой общей форме нас явления и занимают обыкновенно в изложении. Но самый факт, анализированный сейчас, перемещения *Op.* в зависимости от некоторых условий (предыдущей деятельности) должен представлять важный интерес для понимания всех этих явлений (главы IX и X).

29. До какой наибольшей высоты может в лучшем случае раздражение *Op.* поднять снова тетанус, упавший под действием раздражения *Ps.*, и, с другой стороны, как глубоко может раздражение *Ps.* низвести тетаническую кривую с тем условием, однако, чтобы действием раздражения *Op.* можно было доказать, что сократительные силы есть еще в мышце налицо?

Когда мышца тетанизируется силой раздражения *Ps.* недолго, когда тетанус начал только что падать, как на кривой 14, то ослаблением раздражения можно снова привести тетанус к максимальной высоте. Это мы видим на сейчас указанной кривой и увидим дальше примеры этого. Но если тетанизация продолжается долго, то *Op.* уже не в состоянии, придя на смену *Ps.*, поднять тетанус до максимальной высоты, наблюдавшейся вначале, хотя и здесь высота его тетанических поднятий может быть весьма значительна, до $^4/_5$ и более высоты максимального тетануса вначале. При повторениях она может быть довольно долго доводима каждый раз до одной и той же величины. Но ход этих дальнейших изменений мы должны рассмотреть подробнее в главах V и VI.

Низвести тетаническую кривую во время раздражения *Ps.* до абсциссы удается очень редко. Иногда, хотя она держится около нуля, но все-таки на ней замечается слабая зубчатость. В других случаях сильного расслабления мышцы она держится (без зубчатости) на той ничтожной высоте, которая справедливо может быть отнесена на долю остаточного сокращения. Это видно из того, что если мы прекратим действие раздражения (*Ps.*), то миографическая линия продолжается без всякого заметного изменения, не сливаясь, однако, долго с абциссой. Понятно, что для сильного расслабления мышцы во время тетанизации требуется наивозможная равномерность действия прерывателя; и оно легче наблюдалось, когда таким прерывателем служили камертоны в 250 или 100 колебаний.

30. При смене раздражения *Ps.* на раздражение *Op.* совершается переход от более или менее расслабленного состояния мышц к новым сильным сокращениям. *Насколько быстро совершается* этот *переход* при моментальной смене силы раздражения? Можно ли потребное на это время приравнять времени скрытого раздражения, какое протекло бы между мо-

ментом приложения тетанизирующих токов и моментом начала тетануса, или это время гораздо длиннее?

Имел бы место последний случай, тогда можно было бы представлять себе в известной степени дело таким образом, что когда сильное раздражение прекратилось, то более слабое раздражение некоторое время еще не действует. Это промежуточное время идет на отдых мышцы, после которого на нее может действовать и слабое раздражение. В самом деле, некоторыми исследователями и допускается в мышце способность крайне быстро оправляться от утомления при кратком перерыве раздражения.[1] Хотя это предположение не объясняло бы всех наблюдаемых нами явлений, но во всяком случае решение поставленного здесь вопроса представляет интерес уже само по себе, без отношения к этому последнему предположению, в смысле выяснения механизма перехода мышцы от состояния *Ps.* к состоянию новой деятельности при ослабленном раздражении.

На глаз этот переход кажется крайне быстрым. Но, с другой стороны, приступая к более точному определению времени этого перехода, я имел в виду, насколько сложными условиями обставлено определение времени скрытого раздражения на мышце даже при отдельных сокращениях, как это известно из опытов исследователей, занимавшихся после Гельмгольца этим вопросом (напр. Гад, Ляутенбах, Мендельсон, Тигерштедт). Поэтому я совершенно оставил в стороне вопрос об абсолютном времени (конечно, очень изменчивом в зависимости от разных условий) этого перехода, но ограничился сличением этого времени с тем временем, которое протекает между приложением тетанического раздражения и началом тетануса той же высоты, приблизительно, какая дается и заменой раздражений *Ps.* на *Op.*

Для таких сравнительных определений записывающему

---

[1] Напр.: Richet. Die l'excitabilité du muscle pendant les differents periodes de sa contraction. Comptes Rendus, LXXXIX, 242.

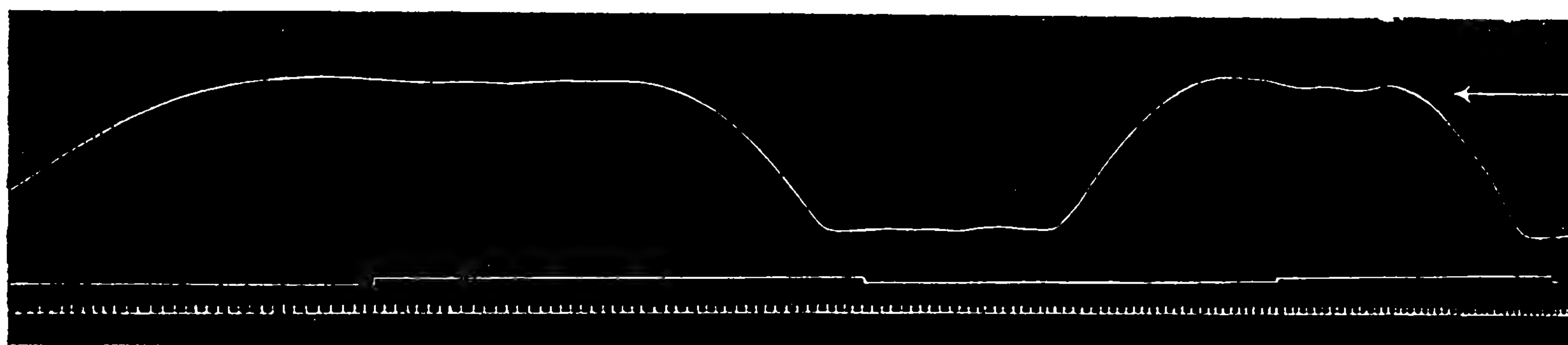
цилиндру сообщалась большая скорость вращения, и последняя контролировалась электромагнитным камертоном 100 колебаний с сигналом Депрэ (3 линия на кривых 19 и 20). Смена раздражения *Ps.* на *Op.* производилась включением капиллярного сопротивления через открывание побочного замыкания, каковым служила одна половина двойного гельмгольцевского ключа (*H* на рис. 1), в то время как другая половина этого ключа вместе с этим замыкала ток, действующий на другой сигнал Депрэ, который и делал под миографической линией отметину (поднятие второй на кривых 19 и 20), соответствующую моменту перехода от *Ps.* на *Op.* раздражения.[1]

В другом, сравнительном опыте тот же самый ключ Гельмгольца служил одною половиною просто в роли побочного замыкания вторичной цепи (как ключ Дюбуа), в то же время другою половиною опять отмечал при помощи сигнала Депрэ время приложения тетанизирующих токов к тому же нерву. Так как определения имели лишь сравнительное значение, то, очевидно, не было надобности прикладывать раздражение к мышце прямо. Притом же пришлось бы прикладывать все-таки раздражение к мышце некураризованной (§ 12).

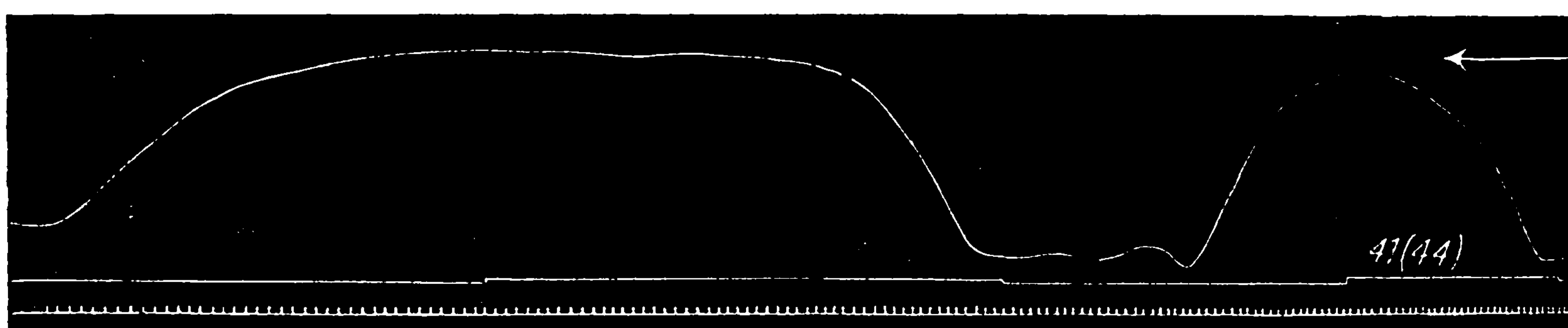
---

[1] Что это выполнялось двойным ключом и сигналом удовлетворительно, в этом я мог убедиться, производя контрольные опыты таким образом, что одна и та же батарея, действующая на сигнал Депрэ, соединялась и с той и с другой половиной двойного ключа, но таким образом, что когда рычаг ключа на одной половине размыкал цепь, то та же цепь замыкалась другою половиною ключа. На записанных кривых можно было видеть, что за время размыкания цепи на одной стороне и замыкания ее на другой сигнал успевал сделать лишь очень тонкий зубец на довольно быстро вращающейся поверхности, где параллельно другою линией записывались колебания камертона 100 в 1 сек. Зубец отвечал не более как $^1/_{10}$ волны камертона. Судя по этому, запаздывание ключа и сигнала вместе можно принять приблизительно меньше 0.001 сек. Так как наши опыты имеют сравнительное значение, а в сравниваемых случаях эта величина остается одна и та же, то это не лишает выводы их значения.

Кривые 19 и 20 представляют 2 таких сравнительных опыта. Кривая 19 получена сменой *Ps.* на *Op.*, и обратно, кривая 20 — приложением и прекращением раздражения прерывистым индукционным током (цилиндр записывающий получает в том и другом случае не тотчас полную скорость,



Кривая 19. Объяснение в тексте.



Кривая 20. Объяснение в тексте.

как видно по линии камертона внизу). Время перехода в первом случае получается около $3^1/_2$—4 сотых секунды; во втором случае около $2^1/_2$—3 сотых секунды.[1] Таким образом, в первом случае по сравнению со вторым наблюдается замед-

[1] Должно казаться странным, что и в этом втором случае получается такое длинное время, между тем как на основании опытов с отдельными сокращениями можно было бы ожидать не больше $^1/_{100}$ сек. Но надо иметь в виду, что для таких опытов мы должны были брать лишь сравнительно слабые раздражения, при которых в дело могут быть замешаны явления суммирования, чему одно из доказательств будет приведено в главе IX. К тому же следует помнить, что во всех этих опытах мы имеем дело с препаратом уже не свежим, а предварительно тетанизировавшимся, где истинное начало поднятия кривой легко может и ускользать от наблюдения. Наконец, мышца раздражается с нерва.

ление около $^1/_{100}$ сек. Цифра эта настолько мала, что, очевидно, не может входить ни в какие серьезные расчеты о происходящих при этом процессах, вроде, напр., значительного оправления от утомления. Можно сказать, что, как только ослаблением раздражения до *Op.* после *Ps.* мышца поставлена в возможность проявить сократительные силы, она и производит это тотчас же. И это будет согласоваться с той картиной, какую мы можем составить себе впоследствии (глава IX и X) о внутренних процессах перехода мышцы от *Ps.* к *Op.*



ГЛАВА IV

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЯВЛЕНИЙ OPTIMA И PESSIMA ОТ СВОЙСТВ МЫШЦЫ И НЕРВА

32. Мы условились уже вперед (§ 12) относить происхождение явлений optima и pessima к мышце, а не к нервному стволу, который при этом подвергается раздражению. Теперь следует рассмотреть доводы в смысле этого допущения.

К нему мы прежде всего были приведены прежними опытами по отношению к вопросу об утомляемости нерва.[1]

Для исследования этого вопроса мы подвергали тогда нерв очень продолжительному (до 6 час.) непрерывному раздражению прерывистым индукционным током и наблюдали за это время его действие, во-первых, телефонически (токи действия), во-вторых, гальванометрически (отрицательные колебания) и, в-третьих, по видоизмененному нами способу Бернштейна — способности нерва приводить в возбуждение мышцу и после более или менее продолжительной его тетанизации, во время которой мышца предохранялась временно от возбуждений со стороны ее нерва (а следовательно, и от ее собственного утомления) тем, что нерв перед мышцей, гораздо ниже места раздражения поляризовался постоянным током и, таким образом, в этом участке становился временно непроводником возбуждений, идущих к мышце сверху.

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 89—123 [*99—133*].

Все эти 3 способа одинаково давали один и тот же результат: нерв не обнаруживает и при крайне продолжительной деятельности никаких признаков утомления.

Геринг [1] при гальванометрических опытах над нервом сделал самостоятельно подобное же наблюдение и при этом цитирует наше предварительное сообщение,[2] которое тогда только-что было опубликовано. С другой стороны, Боудич [3] дал новое подкрепление полученному нами результату по совершенно другому способу. Именно он применил с успехом на кошке тот способ, который мы пробовали для решения этого вопроса на лягушке, но безуспешно (оговорившись, впрочем, в русском изложении о возможности его успешного приложения на теплокровных животных, стр. 104 [*113*], и дав понять то же самое в более раннем предварительном сообщении на немецком языке): животное отравлялось кураре не очень сильно, и все время отравления поддерживалась тетанизация нерва. Как только начинало (через 2—3 часа) проходить отравление, последняя давала себя знать мышечными сокращениями, и этим демонстрировалось, что нерв за время отравления не утомился.

Мы со своей стороны между тем также продолжали разработку этого вопроса.[4] Гальванометрическими и телефоническими опытами над нервами собаки была установлена неутомляемость нерва, даже вырезанного, и у теплокровных. В то же время этот вопрос исследован нами еще раз на лягушке таким образом, что тетаническое раздражение после продолжительного действия в одном определенном месте нерва моментально переносилось на новое место нерва с одинаковой или близкой раздражительностью и наблюдалось,

---

[1] Hering, Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch. in Wien, 1884, Bd. 89, S. 154.

[2] Wedensky, Centralbl. für d. medic. Wissensch. von 2 Februar 1884.

[3] Bowditch, Journ. of Physiology, 1885, p. 133—135.

[4] Протоколы заседаний С.-Петербургского общества естествоиспытателей, отделение зоологии и физиологии, 1885 г. от 13 апреля и 4 мая.

как это отзывается на изменении характера наблюдающихся мышечных сокращений, т. е. будут ли при этом наблюдаться мышечные сокращения той же силы, или они получатся при этом в более энергичной форме, что могло бы считаться указанием на то, что нерв в первой, долго раздражавшейся точке утомился. Кроме того, при этих опытах мы сличали еще, как изменяется раздражительность нерва в точке, продолжительно раздражаемой, и в точке другой нерва, раздражаемой только короткое время для сличения с первой, взяв при этом как меру изменения раздражительности колебания *MT* (минимума тетанизации) для той и другой точки. Во время таких опытов и сделано нами было исходное для настоящих исследований наблюдение, что при известных условиях передвижение индукционной спирали назад, к *MT*, сопровождается усилением сокращений раздражаемой с нерва мышцы. Таким образом, когда было сделано нами это наблюдение, все — и прежние и производившиеся тогда — опыты говорили нам, что нервный ствол не утомляем. Между тем эти новые явления optima и pessima оказывались стоящими в некотором отношении к утомлению,— условия для них развиваются лишь с течением тетанизации и не имеют места для первых моментов последней. Поэтому мы с самого начала были расположены относить их не к нерву, а к мышце. Однако для этого необходимы были более прямые доказательства. Самым убедительным представляется нам изложенное в следующем параграфе.

33. Если бы, в то время как на верхнюю часть нерва действует раздражение *Ps.*, можно было одним *локальным понижением проводимости* в нижней части нерва ослабить доходящие до мышцы импульсы настолько, чтобы она, как и при ослаблении раздражения в месте тетанизации, могла быть этим приведена к *Op.* сокращений, то, очевидно, это доказывало бы, что условия для явления *Ps.* развиваются не в месте приложения раздражения к нерву, а следовательно, тем менее они могут быть предполагаемы в тех частях нервного

ствола, которые построены одинаково с раздражаемым участком, но которые участвуют лишь в деле проведения возбуждения.

Как видно, для этой задачи требуется иметь в руках средство, которое позволяло бы понизить проводимость в нижней части нервного ствола перед мышцей вполне локально, не изменяя в то же время раздражительности нерва в месте приложения раздражения, откуда импульсы должны исходить с прежней, неизменной силой.

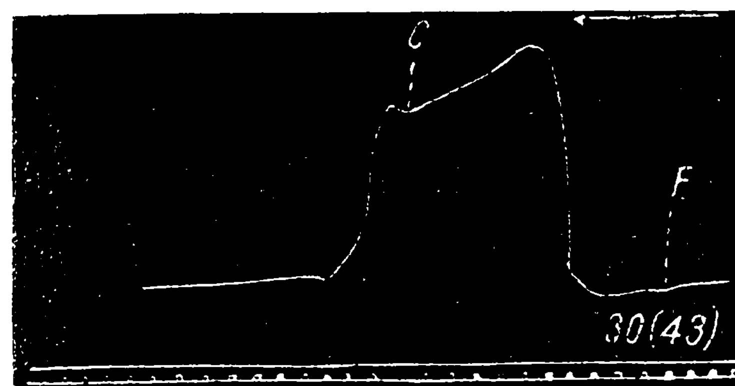
Такое средство я надеялся сначала найти в поляризации нижнего участка нерва постоянным током, подобно тому как это делалось Бернштейном и потом мною в опытах по вопросу об утомляемости нерва. Но для данного случая я должен был скоро отказаться от этого средства. С одной стороны, при нем непроводимость в нерве развивается очень медленно, для сильных тетанизирующих раздражений через 10 и более минут; с другой стороны, раз непроводимость в нерве развивается, ее трудно держать на той степени, чтобы она была для мышцы эквивалентна ослаблению раздражения до *Op*. Наконец, при некоторых условиях сам поляризующий ток может положительным образом вмешиваться в дело возбуждения. Поэтому я обратился к другому средству: к охлаждению ограниченного участка нерва перед мышцей.

Это средство дает очень изящные и верные эффекты.

Нерв в нижней своей части, удаленной от места раздражения самое меньшее на 15 мм, кладется на протяжении 6—8 мм на стеклянную трубку, в этом месте тонкостенную и слегка сплющенную. Эта трубка на одном конце делится дихотомически; одна ее ветвь соединена резиновой трубкой, зажимаемой сильным клемм-пинцетом, с резервуаром, заключающим воду при температуре 1—2° С, а другая ветвь соединяется таким же образом с резервуаром, имеющим воду при 25—30° С. Другой свободный конец трубки служит для оттока воды. Предварительно трубка наполняется водою при комнатной температуре; резервуары с водою устанавливаются на

такой высоте, какая желательна в интересах той или другой скорости протекания воды по трубке с наложенным нервом, а обе резиновые трубки перехвачены клемм-пинцетами.

Когда тетанус под влиянием раздражения *Ps.* значительно упал, в известный момент (*F*, кривая 21) снимается клемм-пинцет с резиновой трубки, приводящей холодную воду. Через несколько секунд (смотря по скорости протекания холодной воды) тетанус начинает более или менее быстро подниматься. Когда он достиг наибольшей высоты, приток холодной воды опять прекращается, чтобы предупредить переохлаждение нерва. Последнее легко происходит, если через трубку пропускается вода при температуре 0° С. Но это в известной степени начинается уже и при температуре воды 1—2°, как можно заметить на кривой по тому, что, когда при *С* через ту же трубку начинает протекать вода 25—30°, кривая тетануса, прежде чем сильно упасть опять до незначительной высоты, представляет временно незначительное повышение. Влияние протекания теплой воды через трубку под нервом (падение тетануса) сказывалось обыкновенно скорее, чем обратный эффект пропускания холодной воды.



Кривая 21. Объяснение в тексте.

Явления в этой форме получаются в высшей степени постоянно. Таким образом, охлаждая нерв и снова его отогревая, можно несколько раз получить смену явлений *Ps.* и *Op.*, как будто бы это делалось передвижением индукционной спирали.

34. Но, чтобы этот способ получил доказательность, необходимо устранить 2 могущих возникнуть сомнения.

Во-первых, можно задать себе вопрос, не действует ли скорее в этом опыте охлаждение в смысле повышения раздражительности. Хотя известно, что нерв охлажденный представ-

ляет более или менее пониженную проводимость, но, с другой стороны, можно предположить, что, пока он охлаждается, колебание температуры действует, если не как раздражитель, то по крайней мере как средство, повышающее на это время раздражительность.

Чтобы устранить это сомнение, я производил опыты, аналогичные с сейчас описанным, т. е. нерв охлаждался и отогревался таким же образом, но в это время он тетанизировался слабо, suboptim'альными раздражениями. Эффект получался совершенно обратный предыдущему: охлаждение приносило теперь действительно понижение мышечных сокращений. Наконец, ради пущей убедительности, я оба эти опыта, предыдущий и последний контрольный, комбинировал в один: в то время как нерв охлаждался, я заставлял на него действовать то раздражение *Ps.*, то (через введение сопротивления) раздражение *Op.* или suboptimum. И действительно, эффекты оказывались совершенно обратными: действие первого под охлаждением выражалось в усиленных сокращениях, а действие второго, напротив,— пониженными сокращениями. Кривая 22 представляет весьма убедительный пример тому.

Следовательно, нет сомнения, что в опытах с охлаждением нерва мы имеем дело с пониженною интенсивностью доходящих до мышцы возбуждений. Но здесь возможно возражение с другой стороны. Где получает происхождение эта пониженная интенсивность возбуждений? Может быть, это не есть следствие чисто локального понижения проводимости в месте охлаждения нерва, а дело происходит таким образом, что охлаждение распространяется по всей длине нерва, а следовательно, также и на место раздражения, где приложены электроды к нерву и откуда таким образом импульсы выходят уже пониженными. В последнем случае опыт не удовлетворял бы все-таки тому требованию, которое ему поставлено в начале предыдущего параграфа.

Чтобы устранить это сомнение, т. е., чтобы убедиться, что охлаждение не распространяется на место раздражения и,

стало быть, не там лежит фокус наблюдаемых изменений, ставились контрольные опыты такого рода: теперь место раздражения лежало на нерве внизу, перед мышцей, а охлаждение нерва производилось в верхней части его на таком же расстоянии, как в предыдущих опытах, или даже на меньшем от места раздражения. Все остальные условия опыта были те же, что и раньше. Но при такой постановке и охлаждение и согревание, даже если они продолжались и в 5 раз дольше, чем это делалось в контролируемых опытах, оставались без всякого эффекта как по отношению к *Ps.,* так и по отношению к слабым раздражениям. Было бы излишне приводить кривые, которые при этом получались и которые не представляют никаких изменений в зависимости от исследуемого фактора. Как ни слаба теплопроводность в нерве, однако этот совершенно отрицательный результат таких контрольных опытов возбуждал в нас некоторое удивление.[1]

Можно заметить еще, что температура воды, употребляемой нами для отогревания, была выше optimum'а температуры для лягушечьего препарата (10—20° С, по Троицкому и др.). Но мы брали 25—30°, ввиду того, что и вода, устраняющая эффекты охлаждения, приблизительно настолько же отличалась в обратную сторону (вверх) от комнатной температуры, насколько от последней удалялась вниз температура воды, употребляемой для охлаждения. Притом же ток воды 25—30° пропускался нами не долгое время, чтобы только устранить действие охлаждения. Температура стенок стеклянной трубки вряд ли поднималась при этом условии и до 20° С. Впрочем, легко видеть, что это обстоятельство не имеет важного значения для смысла наших опытов, где весь интерес

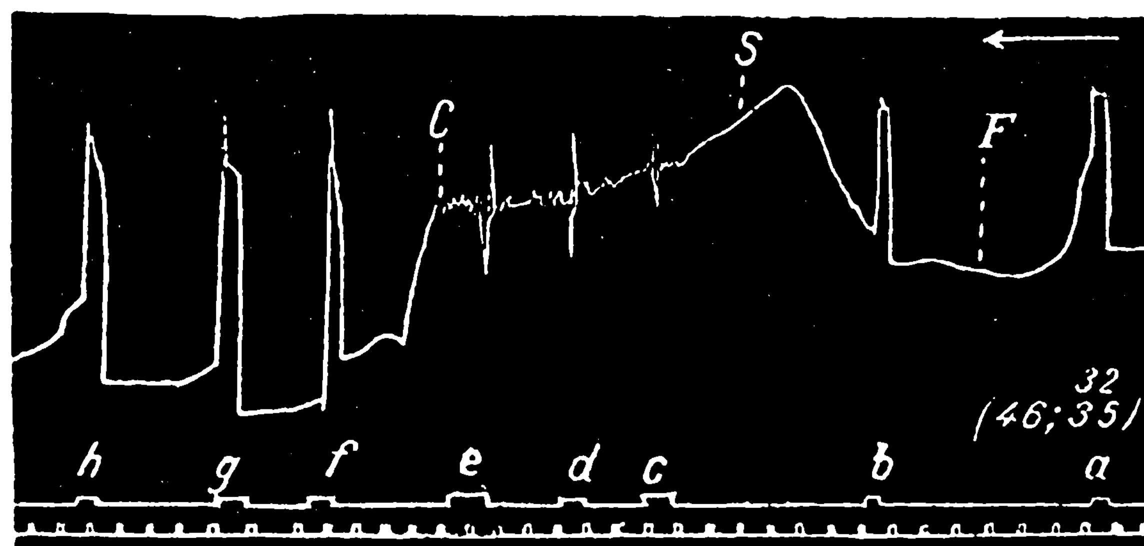
[1] Гельмгольц находил, что замедление мышечного сокращения наблюдается даже и в том случае, когда раздражение приложено ниже места охлаждения к нерву или даже прямо к мышце. Германн говорит, что в его лаборатории производились очень точные опыты в этом направлении (Bleuer und Lehmann), но такого влияния не оказалось (Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1. S. 39).

сосредотачивается на охлаждении нерва. А это последнее, как мы видим, можно признать действительно за верное средство к локальному понижению проводимости нерва; следовательно, оно дает очень простой и удовлетворительный способ для доказательства, что условия для явлений *Ps.* при сильных раздражениях развиваются не в месте раздражения, а стало быть, и вообще не в нерве.

35. Другое прямое доказательство того же выходит из следующего. Если бы под влиянием сильных раздражений, действующих на нерв, условия для *Ps.* развивались с течением тетанизации в месте раздражения, напр. нечто вроде анэлектротонической пониженной раздражительности, то, очевидно, при этих условиях перенесение этого раздражения во время состояния *Ps.* на новое свежее место нерва ближе к мышце должно было бы дать снова сильные сокращения мышцы, пока и здесь не развилось бы подобное же состояние. Однако опыты показывают, что если переносить раздражение *Ps.* моментально с одной пары электродов на другую пару ближе к мышце, как этот способ описан у нас в § 19, то миографическая кривая *Ps.* не представляет никаких изменений,— как будто раздражение действует все на одно и то же место нерва. Опять было бы совершенно излишне увеличивать число кривых такою кривою, где не наблюдается никаких изменений в ее ходе. Но если такой перенос раздражения на новое место нерва сопровождается заметным перерывом в его действии, то наблюдается на кривой более или менее слабый зубец — повышение, какое мы могли бы получить летучим перерывом раздражения *Ps.* в одной и той же точке нерва или при нарушениях в правильности действий прерывателя.

Понятно по смыслу дела, что для таких опытов перенос раздражения должен происходить на новый участок нерва одинаковой или близкой с первым раздражительности, что должно быть удостоверено предварительными пробами. В противном случае, раздражение могло бы для нового участка не оставаться в пределах *Ps.*

Мы привели, таким образом, 2 прямых доказательства, что явления *Ps.* развиваются не в месте раздражения нерва. Тем



Кривая 22. Здесь несколько раз *Ps.* сменяется на suboptimum; время этих смен отмечается поднятиями 2-й линии под буквами *a* — *h*. При *F* начинается охлаждение нерва, при *S* прекращается ток холодной воды, при *C* начинается протекание теплой воды. Как только охлажден нерв достаточно, отношения извращаются: раздражение силы *Ps.* представляет значительное тетаническое повышение, между тем как suboptimum дает теперь пониженные сокращения, как видно из сравнения *a, b, f, g, h* (на неохлажденном или только начавшем охлаждаться) с *c, d, e* (на охлажденном). В начале каждого из них замечается временное отрывистое сокращение перед падением, как с другой стороны в конце *f, g, h*. Это соответствует тому, что при этих колебаниях силы раздражения последнее летучим образом проходит через *Op.* Следовательно, до включения сопротивлений при *c, d e* сила возбуждений, доходящих до мышцы, и на охлажденном нерве все еще остается выше *Op.* В самом деле, при следующем затем отогревании нерва здесь не замечается временного повышения, указывающего на бывшее переохлаждение.

менее можно их предположить в частях нерва, участвующих лишь в проведении возбуждений. Это подтверждается также опытно непосредственным исследованием явлений на самом

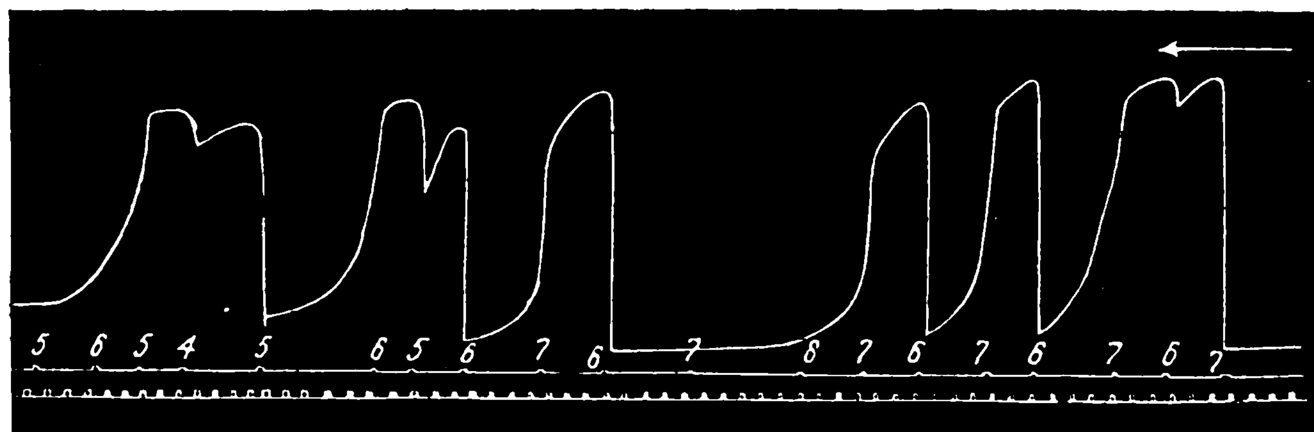
нерве гальванометрически или телефонически, о чем речь у нас будет в главе X.

36. Ближайший вопрос должен теперь заключаться в том, даются ли условия для явлений *Ps.* и *Op.* в мышце самой по себе или в ее нервных окончаниях.

Как известно, самым простым и верным средством устранить влияние последних на раздражительность мышцы считается кураре. Опыты, произведенные на кураризованных мышцах, не дали явлений, соответствующих наблюдающимся при непрямом раздражении мышцы. Если усиление и ослабление раздражения производится последовательно (§§ 14 и 16), то получается ход кривой с уступами (лестница) вроде того, что мы видели на кривой 12, полученной в особых условиях тетанизации мышцы с нерва. Когда раздражение меняется в силе более или менее быстро, скачками, то всякое ослабление раздражения ведет здесь к падению, усиление в известных пределах — к усилению тетануса.

Однако этот отрицательный результат опытов, мне кажется, не может служить ни в коем случае доказательством того, что происхождение исследуемых явлений следует относить к нервным окончаниям. Надо иметь в виду, что, для того чтобы развились условия для *Ps.* и чтобы потом могла сказаться смена его на *Op.,* мы должны поддерживать довольно значительное время сильные раздражения, как мы видели всегда в случаях непрямой тетанизации. Если мы будем прикладывать сильные раздражения к мышце — аппарату, гораздо менее раздражительному, чем нерв, то тетанизирующие индукционные токи должны иметь очень высокую интенсивность. Такие токи, действуя прямо на вещество мышцы, могут производить то, что делают неумеренно сильные токи и по отношению к нерву (§ 6): они должны оглушать мышцу, вредить ее раздражительности. Это в самом деле всегда и оказывается при такой и даже менее сильной тетанизации кураризованной мышцы: раз на нее действовали токи более сильные, она становится неспособной отвечать более или менее долгое

время на раздражения более слабые. Как видно, условия раздражения на мышце в этом отношении совершенно отличны от таковых нерва: там мы могли в значительной степени варьировать раздражения максимальной силы (не доходя лишь до непомерно сильных токов), и все-таки после этого *МТ* не изменяется. Между тем здесь *МТ*, так сказать, все переносится выше и выше по мере усиления раздражения, и когда мы пожелаем последнее ослабить, мы сейчас же и должны на него

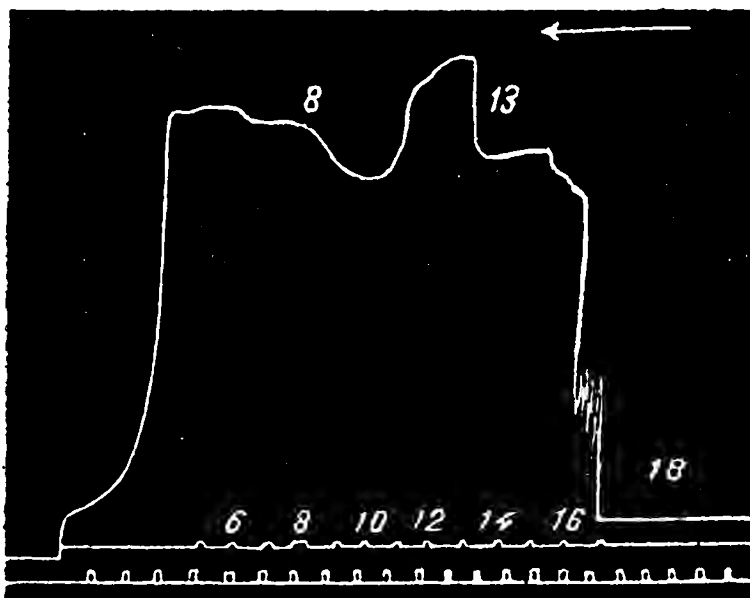


Кривая 23. 2-я линия отмечает передвижение индукционной спирали на 1 см зубцом. Цифры над последними означают деления шкалы индукционного аппарата в сантиметрах. Первоначально *МТ* был при 9 см шкалы. Тетанизация поддерживается непрерывно на всем протяжении кривой.

натолкнуться. Следовательно, опыт на кураризованной мышце становится в такие условия, как если бы мы на нерве варьировали силу раздражения только от *Ор.* вниз к *МТ*, имея в то же время и то и другое постоянно изменяющимися на шкале в зависимости от силы раздражения.

Кривая 23 наглядно указывает на эти отношения кураризованной мышцы к раздражению. Здесь, после того как раздражение 7 см было на некоторое время сменено на 6, оно утратило способность уже действовать на мышцу. После того как 6 было сменено на некоторое время на 5, оно также перестало возбуждать мышцу. То же случилось и с 5, когда оно временно было сменено на 4.

Ввиду сейчас изложенного, мы считаем вопрос, поставленный в начале этого параграфа, совершенно не решенным опытами на кураризованной мышце. Ответ на него можно составить, как нам кажется, только сопоставлением всех относящихся к этим явлениям фактов и то пока лишь в приблизительной форме. Так, мы впоследствии (глава VIII) встретимся на кураризованной мышце с явлением эквивалентным *Op.* при ослаблении раздражения. Встретимся и с другими наблюдениями на кураризованной мышце, дающими указание на то, что вероятнее всего относить происхождение *Ps.* именно к самой мышце, а не к ее нервным окончаниям.



Кривая 24. Triceps femoris некураризованной лягушки. 2-я линия отмечает зубцом передвижение вторичной спирали на 1 см. 3-я линия отмечает 1 сек. *Op.* при 13—12. Лестничное поднятие тетанической кривой, начиная от 9 см.

37. Еще заметка относительно опытов на некураризованной мышце, с которыми нам часто придется потом иметь дело.

Если мы раздражаем прямо некураризованную мышцу, то, пока мы не доходим до очень сильных раздражений, мы наблюдаем явления так же, как будто бы раздражение действовало через нерв (на кривой 24 от 18 до 10 см шкалы). Но при более сильных раздражениях дело получает такой вид, как если бы мы раздражали кураризованную мышцу (лестница при усилении раздражения выше 10 см на кривой 24).

Следовательно, когда мы будем прикладывать раздражения прямо к мышце некураризованной, то, пока не будут применяться очень сильные токи, получаемые явления можно считать за явления, соответствующие раздражению с нерва.



ГЛАВА V

ИЗМЕНЕНИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЬНОСТИ МЫШЦЫ КАК ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ТЕТАНИЗАЦИИ ЕЕ

38. Мы видели выше, что явления *Op.* и *Ps.* не имеют в принятом нами значении и при данных условиях опыта места на свежем препарате в первые моменты тетанизации,— условия для них развиваются лишь потом, с дальнейшим течением тетанического раздражения. В то же время предыдущая глава нам показала, что, хотя самые явления и наблюдаются при непрямом раздражении мышцы, однако условия для них развиваются не в месте действия раздражителя и не стоят ни в каком отношении к утомлению нерва. Следовательно, остается выяснить, в каких отношениях стоят они к утомлению мышцы — физиологического аппарата, очень легко утомляющегося.

Имея в виду все вышеизложенное, можно сказать вообще, валовым образом, что утомление мышцы благоприятствует противоположности эффектов между действием силы раздражения *Ps.* и силы раздражения *Op.* Но в то же время мышца в состоянии *Ps.,* как бы оно ни было сильно выражено, не представляет полного, истинного утомления (§ 12) в смысле истощения своих сократительных сил. Поэтому, как видно, отношение этих явлений к утомлению оказывается крайне сложным и запутанным. Очевидно, чтобы разобраться в таких

явлениях, необходимо начать изучение с простейших условий. Наиболее простой и ближайшей в этом направлении нам представлялась задача: какие изменения в раздражительности мышцы оставляет после себя более или менее продолжительная, более или менее сильная тетанизация мышцы? И насколько изменения раздражительности ее могли бы служить выражением ее утомления,[1] они указывали бы нам и на ход последнего под влиянием тетанизации.

Так как раздражение силы *Ps.* является в этом отношении особенно загадочным — оно ведет к особому, для нас неизвестному в настоящее время состоянию, отличному и от покоя и от деятельности мышцы, — то, очевидно, прежде всего должно быть посвящено внимание изменениям в раздражительности мышцы, оставляемым тетанизацией при этой силе раздражения. Изменения раздражительности под влиянием силы раздражения *Op.* должны иметь более второстепенный интерес, лишь по сравнению с эффектами, наблюдающимися под влиянием первого, — вообще насколько это необходимо для уяснения хода утомления мышцы под действием тетанических возбуждений ее.

Настоящая глава и будет исключительно посвящена изучению этого ближайшего вопроса в ряду вопросов об отношении исследуемых явлений к утомлению мышцы, — вопроса об изменениях раздражительности как явлениях последействия тетанизации ее.

39. Прежде всего и подробно мы остановимся *на действии тетанизации силы Ps.*

Опыты производились таким образом, что мышца тетанизировалась с нерва этой силой раздражения в несколько приемов, варьируемых по продолжительности; в начале опыта и в паузах (также изменчивых по продолжительности) между

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 116. (Цитата у нас на стр. 7 [*153*].

отдельными приемами тетанизации исследовалась ее раздражительность.

Состояние раздражительности исследовалось тремя способами (пробные раздражения):

А. С помощью отдельных индукционных ударов, следующих друг за другом с определенным интервалом.

В. Посредством тетанического раздражения силы *Op*. или suboptimum, как очень верного и постоянного раздражителя (§§ 24—27), изменения в действиях которого после предшествующей тетанизации силы *Ps*. и могли поэтому служить указанием на оставляемые последней изменения в мышце.

С. Посредством краткого перерыва и возобновления того же самого раздражения (*Ps*.), каковой способ наблюдения, очевидно, может тоже дать некоторые указания о процессах утомления и оправления в мышце после предшествующей тетанизации известной продолжительности.

При способе *А* пробное раздражение прикладывалось или к участку нерва ниже места тетанизации или прямо к мышце, причем мышца раздражалась тогда по всей длине. Результат от пробного раздражения получался и в том и другом случае одинаковый.

При способе *В* пробное раздражение прикладывалось или к тому же месту тетанизации, или оно переносилось моментально (§ 19) на нижележащий участок нерва, причем получались в обоих случаях также одинаковые результаты.

При способе *С* пробное (возобновленное то же самое) раздражение действовало на тот же участок нерва, который подвергался ранее тетанизации известной продолжительности.

Сопоставление данных, полученных по всем трем способам исследования, давая в общем согласные результаты, приводит к заключению, что тетанизация мышцы с нерва силой раздражения *Ps*. представляет в отношении производимых ею изменений раздражительности мышцы и в зависимости лишь от

большей или меньшей продолжительности ее действия 3 следующих фазы: [1]

Первая. Раздражительность мышцы остается неизменной или слабо повышенной по сравнению с тем, что предшествовало исследуемой тетанизации. Эта фаза следует за тетанизацией очень небольшой продолжительности, пока последняя не повела к ясно выраженному падению тетануса на свежей в начале опыта мышце.

Вторая. Раздражительность мышцы оказывается после тетанизации более или менее пониженной, в иных случаях до нуля почти, и восстановление ее происходит затем довольно растянутым во времени и колеблющимся ходом, причем раздражительность то становится повышенной более или менее, иногда временно даже более высокой, чем перед началом тетанизации, то опять пониженной, пока она не приходит, наконец, к некоторой средней высоте. Для вызова этой второй фазы изменений раздражительности мышцы требуется вообще более или менее продолжительная тетанизация. Продолжительность эта не может, конечно, быть определена какими-либо сроками, она зависит прежде всего от свойств мышцы, и при дальнейшем увеличении ее (продолжительности) приводит к третьей фазе.

Третья. Раздражительность мышцы после тетанизации оказывается теперь повышенной, если не всегда по сравнению с тем, что наблюдалось на свежем препарате до начала тетанизации, то по крайней мере повышенной по сравнению с тем, что получилось в предшествующих промежутках между отдельными приемами тетанизации. Повышенная таким образом раздражительность яснее всего выражена тотчас по прекращении тетанизации, и она затем представляет более или менее быстрое и последовательное убывание. Эта фаза вообще

[1] Собственно это деление на 3 фазы сделано на основании данных первого способа, но оно согласуется в существенном с данными и двух других способов.

характерна для всех позднейших действий тетанизации, когда последняя держит тетанус уже на небольшой или даже почти нулевой высоте.

Из последующего изложения будет видно, почему мы предпочитаем говорить об изменениях раздражительности мышцы, а не выражаем при этих подразделениях ход явлений в терминологии утомления.

Заметим вообще, что в тех фазах, которые соответствуют повышенной раздражительности, можно было констатировать не только повышенные эффекты на раздражение той же постоянной силы, но можно было отодвиганием вторичной спирали (в пределах 1 см) показать, что тогда для получения минимума возбуждения достаточны более слабые токи.

Теперь мы переходим к рассмотрению, в частности, опытов с каждыми из этих трех способов исследования.

40. *При исследовании изменений раздражительности после тетанизации силы Ps. посредством отдельных индукционных ударов* в качестве прерывателя употреблялся метроном, делающий небольшое число колебаний, 30—45 в 1 мин. Он вместе с тем служил прерывателем и для сигнала Депрэ, записывающего время (3-я линия на относящихся сюда кривых). Раздражение производилось только размыкательными индукционными ударами и притом максимальной силы.[1] Записывалась высота вызываемых ими одиночных сокращений перед началом тетанизации, следовательно, на совершенно свежем препарате, а потом в паузах между отдельными прие-

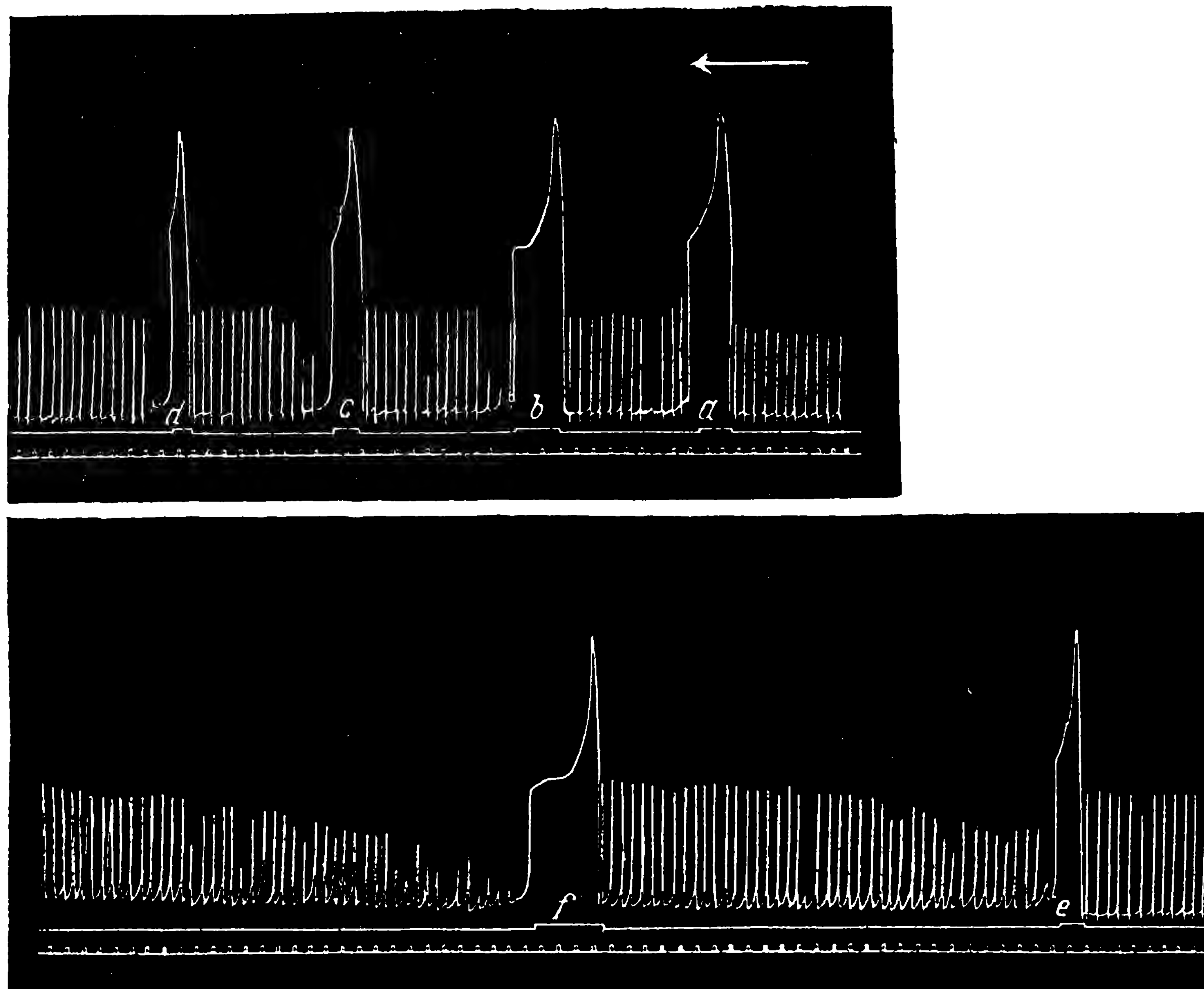
[1] Когда раздражение прикладывается к нерву, можно получить размыкательные индукционные удары максимальной силы при таких положениях вторичной спирали, при которых замыкательные удары еще не вызывают никаких сокращений мышцы,— значит, можно иногда обойтись и без притупления последних, и это может быть выгодным в некоторых отношениях. Но в опытах на мышце совершенно необходимо притуплять их. Это делалось с помощью простого аппарата (в роде построенных Пфлюгером и Кронекером), образующего на время развития замыкательного индукционного удара хорошее побочное замыкание для вторичной цепи.

мами тетанизации. Иногда индукционные удары продолжали действовать на препарат и во время тетанизации, но относящиеся сюда явления мы будем рассматривать в другой главе, а пока не будем обращать на них внимания, так как результат занимающих нас теперь опытов от этого не изменяется.

Приводим примеры.

На кривой 25 повторяется через паузы 6 раз (*a*—*f*) тетанизация силой раздражения *Ps*. Тетанусы достигают каждый раз последовательно все меньшей высоты, в то же время падая с каждым новым разом все скорее и скорее. Пробное раздражение перед первой тетанизацией *a* дает на свежем препарате одиночные сокращения максимальной высоты. После этого первого приема тетанизации наблюдаются тотчас же одиночные сокращения большей высоты, чем бывшие максимальные до начала тетанизации. Если бы четвертое одиночное сокращение не было ничтожной высоты, в виде чуть заметного зубца, то наблюдаемые здесь (между *a* и *b*) одиночные сокращения и характеризовали бы первую фазу (предыдущий параграф) изменений раздражительности в совершенно чистой форме. (Однако дело понятно по этой оговорке и было бы излишне для этого случая приводить специальную кривую). Теперь же эти явления характеризуют форму, переходную между первой и второй фазой изменений раздражительности, оставляемых тетанизацией. Все последующие серии одиночных сокращений, в паузах между *b* и *c*, между *c* и *d* и т. д., представляют крайне типично вторую фазу изменений раздражительности. Тут мы видим, что первое время по прекращении тетанизации одиночные сокращения более или менее понижены против шаблонных в начале опыта; но потом каждый раз идет восстановление раздражительности, и оно имеет каждый раз как-то неправильно колеблющийся ход, причем одиночные сокращения получают то зачаточную форму, то достигают высоты, превосходящей максимальные сокращения в начале опыта. Этот колеблющийся ход восстановления раздражительности все слабеет постепенно во время паузы,

и, наконец, одиночные сокращения продолжают все более и более держаться по высоте около некоторого среднего уровня, лежащего, однако, выше такового же уровня шаблонных максимальных сокращений.

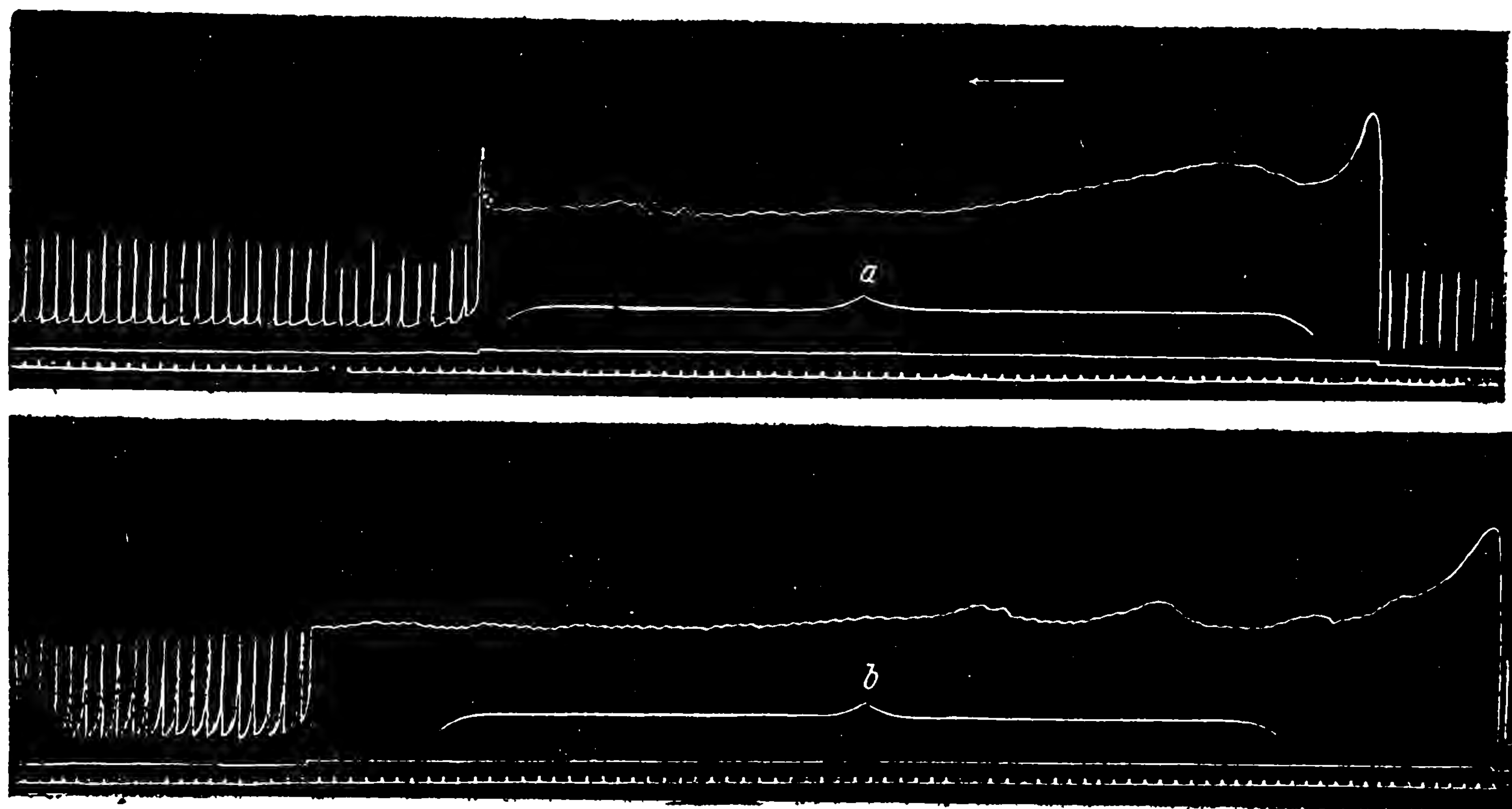


Кривая 25 3-я линия отмечает перерывы индуцирующего тока метрономом, 2-я линия поднятиями отмечает тетанизацию мышцы. $MT = 38$ см. Во время опыта сила тетанизирующих токов, приложенных в верхней части нерва, все время 28 см. На нерв в нижней части действуют индукционные размыкательные удары, как раз достаточные для вызова максимальных одиночных сокращений; 17 см шкалы второго индукционного аппарата небольшой величины.

Чтобы показать, что за этой второй фазой изменений раздражительности мышцы, вносимых ее тетанизаций, наблюдается третья, мы приводим кривую 26.

Здесь 2 раза, каждый раз очень продолжительно, тетанизируется нерв (*a* и *b*) силой раздражения *Ps*. После тетани-

зации *a* наблюдается вторая фаза — колеблющийся ход восстановления раздражительности. Но она здесь уже не так резко выражена, как в случаях предыдущей кривой, — дело приближается в известной степени к третьей фазе: тетанизация продолжалась непрерывно очень долго. После тетанизации *b* наблюдаются сразу отдельные сокращения, превосходящие



Кривая 26. 2 и 3-я линии — то же, что в предыдущей кривой. Верхняя миографическая. $MT = 45$ см. Тетанизация во время опыта 30 см. Индукционные удары получаются при 16 см шкалы небольшого индукционного аппарата.

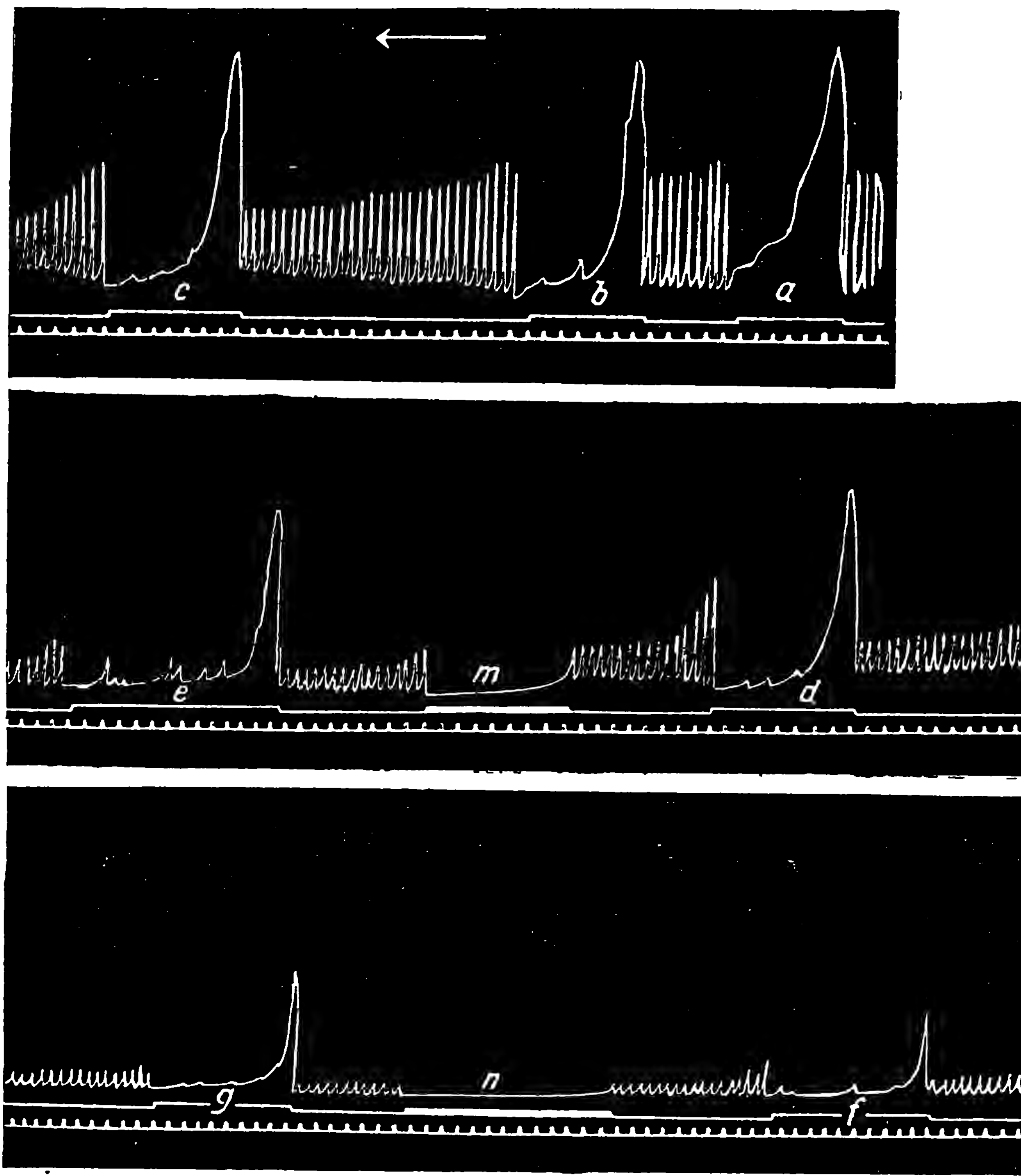
значительно по высоте шаблонные в начале опыта и удерживающие довольно долго за собою это значение.[1]

Для *дальнейших стадий этой третьей фазы* изменений раздражительности, вносимых предшествующей тетанизацией, весьма убедительна следующая кривая 27.

Мы начинаем рассмотрение не от начала опыта. После тетанусов *a* и *b* наблюдается еще в слабо выраженной форме вторая фаза. После всех дальнейших тетанизаций (*c*—*g*) —

[1] Этот факт сам по себе не новый в физиологической литературе См. § 47 Объяснение его предложено ниже.

третья фаза: тут после тетанизации раздражительность оказывается сначала резко повышенной в сравнении с тем, чем была



Кривая 27. Все три линии имеют то же значение, что и в предыдущих двух кривых. $MT = 42$ см. Тетанизация при 30 см отстояния вторичной спирали. Отдельные индукционные удары (размыкательные) силы, достаточной для максимальных сокращений.

она перед этой тетанизацией, но затем одиночные сокращения довольно быстро убывают в высоте.

Для сравнения с таким, повышающим раздражительность действием тетанизации в этой третьей фазе производится

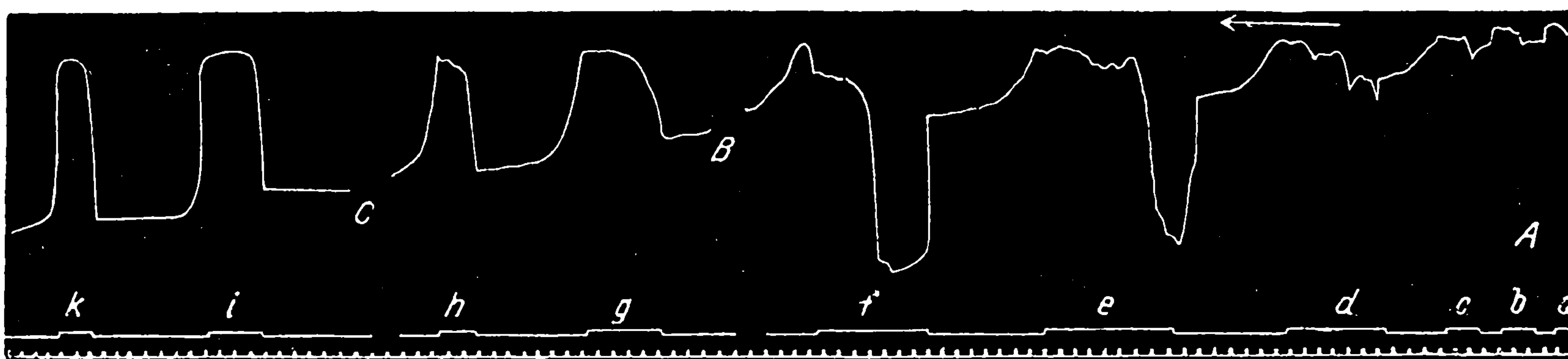
2 раза, во времена, отмеченные на 2-й линии широкими белыми полосами *m* и *n* (от руки), перерыв всякого раздражения, т. е. и отдельными индукционными ударами. Можно видеть, что полный покой мышцы выражается на начавшихся затем снова отдельных сокращениях ничуть не лучше, чем и тетанизация *Ps.* в этой третьей фазе. Над этим фактом нам придется остановиться потом (следующая глава) еще раз.

41. *Исследование с помощью тетанизации Op. изменений раздражительности мышцы, оставляемых тетанизацией Ps.,* давая ту же картину этих изменений, что и предыдущий способ исследования, позволяет в то же время непрерывно, без интервалов, отделяющих одиночные сокращения, проследить эти изменения и вместе с тем дает указания для выяснения некоторых парадоксальностей в показаниях предыдущего способа, каков, напр., факт, что на мышце, долго раздражавшейся, могут получаться отдельные сокращения более высокие, чем максимальные в начале опыта.

Пробное раздражение (*Op.*), как и раздражение исследуемое (*Ps.*) избирались по предварительному расчету (§ 3), и они сменялись во время опыта одно на другое включением капиллярных сопротивлений (§ 15), причем в некоторых опытах пробное раздражение *Op.* переносилось на время его действия на новое место нерва. В последнем случае капиллярное сопротивление вводилось во вторичную цепь открыванием побочного замыкания в той половине двойного ключа, которая служила и для приведения раздражающих токов на новое место нерва (§ 19, половина *c* с пружиною на рис. 2). Перед началом опыта записывались непродолжительные тетанусы (как перед началом кривых 29, 30), вызываемые и исследуемой (*Ps.*) и пробной (*Op.*) силой раздражения. Обыкновенно они оба были одной и той же высоты.

Как пример приводим сначала 3 вырезка (*A, B, C*) из одной и той же кривой 28, которая целиком была бы длинна для воспроизведения.

Мы видим, что, с одной стороны, кривая тетануса, соответствующая времени тетанизации *Ps.* (долины 2-й линии), все падает, а, с другой стороны, смена на *Op.* (поднятие *a* и *k*) оказывается крайне различной. Смена *a* поднимает начавший было падать тетанус снова до максимальной высоты, наблюдавшейся вначале,— это соответствует первой фазе изменений раздражительности. Почти то же можно сказать и о смене *b*. Смены *c, d* представляют в слабой, но в после-



Кривая 28. 2-я линия поднятиями отмечает смену раздражения силы *Ps.* на раздражение силы *Op.*, действующее на нерв в том же самом месте. *MT* без сопротивления равен 41 см; *MT* с сопротивлением — 29.5 см. Во время опыта индукционная спираль стоит все на 27 см. Между вырезком *A* и *B* промежуток времени соответствует приблизительно 23 сек., между *B* и *C* — около 20 сек. За время этих промежутков также несколько раз производилась смена раздражения.

довательно усиливающейся степени вторую фазу: пониженная тотчас по прекращении тетанизации *Ps.* раздражительность и далее колеблющийся ход ее восстановления. Смены *e* и *f* открывают в первое время сильно и продолжительно пониженную раздражительность, которая потом довольно внезапно восстановляется и в случае *e* обнаруживает ясно колеблющийся характер.

На вырезке *B* смены на *Op.* (*g, h*) не открывают по прекращении тетанизации *Ps.* уже такой сильно пониженной сначала раздражительности, но все-таки здесь восстановление идет постепенно и колеблющимся слегка ходом. Не то встречаем мы при дальнейшей тетанизации, на вырезке *C*. Тут

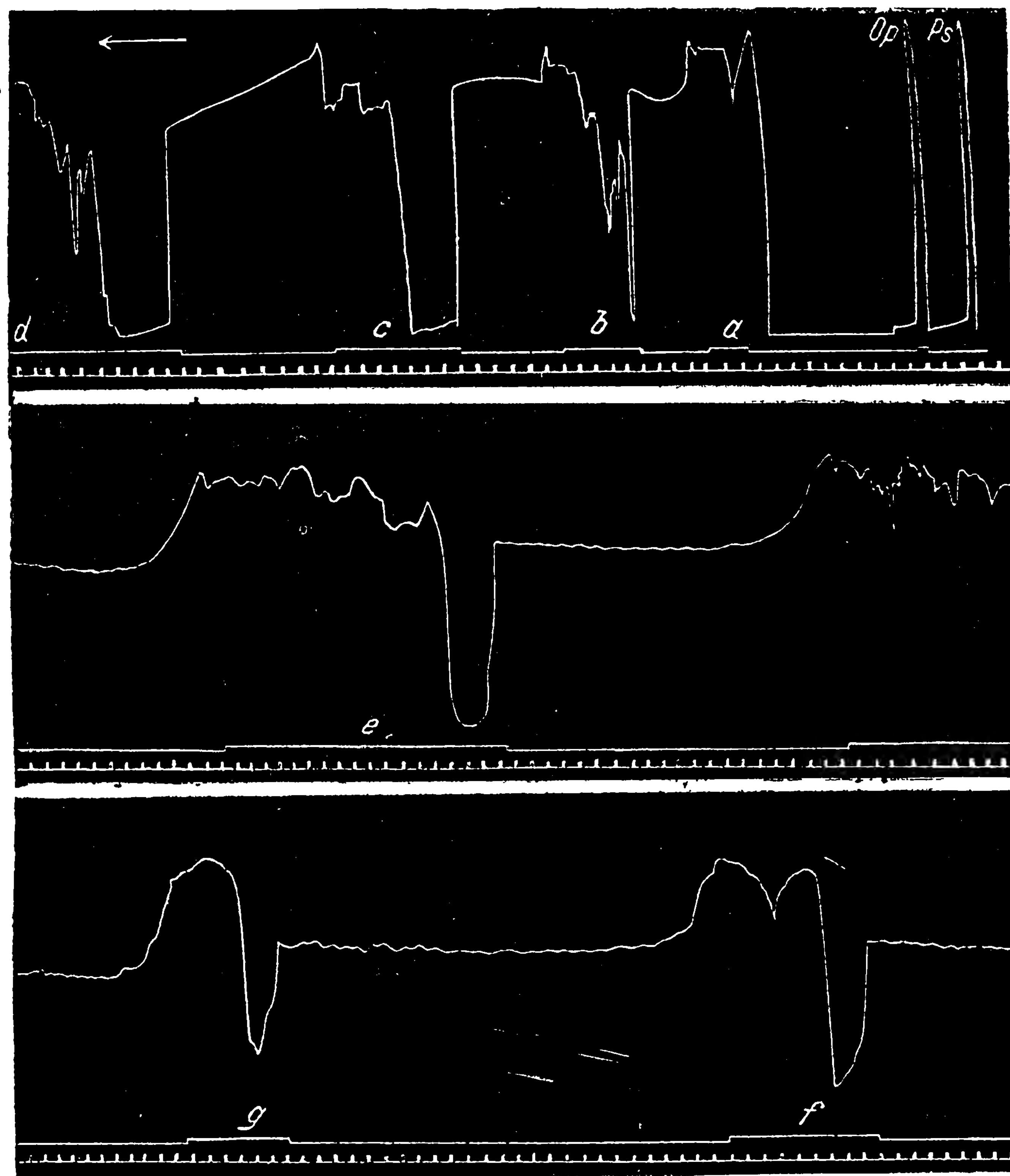
смена на *Op.* (*t, k*) приводит сразу к сильному неколеблющемуся тетанусу — явления, характеризующие третью фазу изменений раздражительности, вносимых в мышцу тетанизацией.

Однако тетанусы пробные в этой третьей фазе никогда не получают полной высоты, которой они достигали под влиянием того же раздражения (*Op.*) вначале, перед опытом или в первой фазе (см. также § 29). В этом отношении, следовательно, расходятся показания этого способа исследования с показаниями первого способа. Но это противоречие будет примирено, если мы примем предложенное ниже (§ 47—52) объяснение для странного, почти невероятного факта, что на долго раздражавшейся мышце одиночные сокращения могут получаться выше максимальных сокращений на свежем препарате. Тогда мы увидим, что значение показаний этих последних должно быть исправлено согласно с указаниями этого второго способа пробы на раздражительность, именно: раздражительность мышцы в третьей фазе повышена, но нет того факта, что и сократительные силы вырезанной мышцы как будто наросли, как следовало бы по первому взгляду формулировать явления одиночных сокращений, превосходящих по высоте максимальные на свежем препарате.

В типичных явлениях смены раздражения *Ps.* на *Op.*, описанных в первых главах, мы и имели дело собственно всегда с этой третьей фазой изменений раздражительности, когда является столько резко выраженной противоположность в действиях раздражений силы *Ps.* и *Op.:* тогда были, стало быть, мышцей уже пережиты первая и вторая фазы, анализируемые в этой главе.

Было бы излишне поэтому приводить дальнейшие примеры для этой третьей, а равно и для первой фаз, особенно если иметь в виду то, что уже сказано выше, в первой половине § 29. Но мы приведем еще кривую, иллюстрирующую очень

наглядно по этому второму способу изменения раздражительности как последействие тетанизации во второй фазе.



Кривая 29. Поднятия 2-й линии соответствуют смене раздражения *Ps.* на *Op. MT* без сопротивления 39.5 см, с сопротивлением 29 см. Вторичная спираль все время опыта стоит на 26 см.

В начале кривой мы видим 2 коротких тетануса, записанных через некоторый промежуток времени между ними, на свежей мышце, один (*Ps.*) при раздражении силы *Ps.,* другой (*Op.*) при раздражении силы *Op.*, каковые силы раздражения

и сменяются затем на кривой при начавшейся через некоторое время и продолжающейся непрерывно тетанизации.

Смена *a* произведена несколько поздно, чтобы захватить первую фазу (надо иметь в виду, что мышца незадолго до начала продолжительной тетанизации уже записала 2 тетануса *Ps.* и *Op.*); она представляет слабо выраженной уже вторую фазу; зубец, опускающийся вниз на кривой, указывает на бывшее вначале после смены несколько более сильное падение раздражительности, чем последующее, представляющее слегка колеблющийся характер. Смены *b, c, d* представляют последовательно все более и более сильно и продолжительно выраженными те же явления последействия тетанизации *Ps.* Здесь колеблющийся ход восстановления раздражительности выражен в высшей степени ясно. Замечательно также крайне сильное понижение раздражительности каждый раз в первые моменты по прекращении тетанизации *Ps.* Напр., в случае *d* мышца более 3 сек. дает почти нуль на тетаническое раздражение, дававшее перед началом опыта максимальной высоты тетанус (*Op.*), дающее и позже тетанусы значительной высоты. Явление это аналогично тому, что мы получали и при пробах отдельными раздражениями (см., напр., кривую 25). Как видно, сходство показаний обоих способов пробы на изменения раздражительности получается полнейшее в этом отношении.

Напротив, начиная со смены на *Op. e* и затем при *f* и *g*, мы наблюдаем постепенно, и с каждым новым разом все яснее, ослабление явлений второй фазы: пониженная раздражительность по прекращении раздражения *Ps.* остается таковой каждый новый раз все на более короткое время и все менее резко выраженной, все скорее совершается переход к повышенной раздражительности, причем, напр., в случае *g* тетанус в высшей своей точке достигает после продолжительной предшествующей непрерывной тетанизации $^6/_7$ высоты максимального тетануса вначале (именно здесь высшая точка тетануса над нижним уровнем 2-й линии поднимается на

31 мм, а высота тетануса *Op.* или *Ps.* над тем же уровнем 35 мм. Мы не приводим кривой дальше,— она была бы очень длинна. Наконец, при дальнейших пробах получался на смену раздражения сразу, без предварительного падения, очень значительной высоты тетанус.

Ниже приведена еще кривая 31, которая в некоторых частностях будет разобрана лишь впоследствии, но общий смысл которой понятен нам и теперь, после рассмотрения двух предыдущих кривых, с коими она сходна по условиям происхождения, с тою лишь разницею, что здесь пробное раздражение *Op.*, сменяя *Ps.*, переносится вместе с тем на другое, ниже лежащее место нерва (§ 19). Время этого переноса и смены отмечено поднятиями 2-й линии.

42. *Применение краткого перерыва самого раздражения Ps. к исследованию изменений раздражительности мышцы,* оставляемых им после известной продолжительности тетанизации, получает достаточный мотив в только что описанных результатах от двух первых способов исследования. Эти последние показали, что в известных стадиях тетанизации раздражение *Ps.* по прекращении оставляет довольно продолжительное понижение раздражительности. Если это так, то, очевидно, оно должно оказаться и в том случае, если пробой раздражительности мы возьмем то же самое раздражение, которое перед этим действовало и теперь оставило это последействие. И если опыт решится в ожидаемом направлении, то он со своей стороны обещает прибавить нечто новое, расширяющее смысл прежде уже полученного факта.

Для этих опытов раздражение приводилось к нерву и прекращалось устранением и введением побочного замыкания во вторичной цепи посредством одной половины гельмгольцевского двойного ключа (половина с пружиной), в то время как другая пловина ключа на время раздражения замыкала ток для сигнала Депрэ, который и отмечал время раздражения (поднятие 2-й линии на сейчас следующих кривых) и время его прекращения (опускание вновь 2-й линии).

Результат этих опытов получился следующий в главном: *Прекращение тетанизации Ps. в те моменты ее действия, когда она сопровождается быстро развивающимся падением тетанической кривой, выражается при возобновлении раздражения через короткое время — получением тетануса меньшей высоты, чем он был до этого перерыва раздражения; напротив, краткий перерыв той же тетанизации в восходящей части тетанической кривой, или когда она упала до ничтожной высоты и представляет почти горизонтальный ход,— ведет к повышенному тетанусу первое время по возобновлении раздражения.*

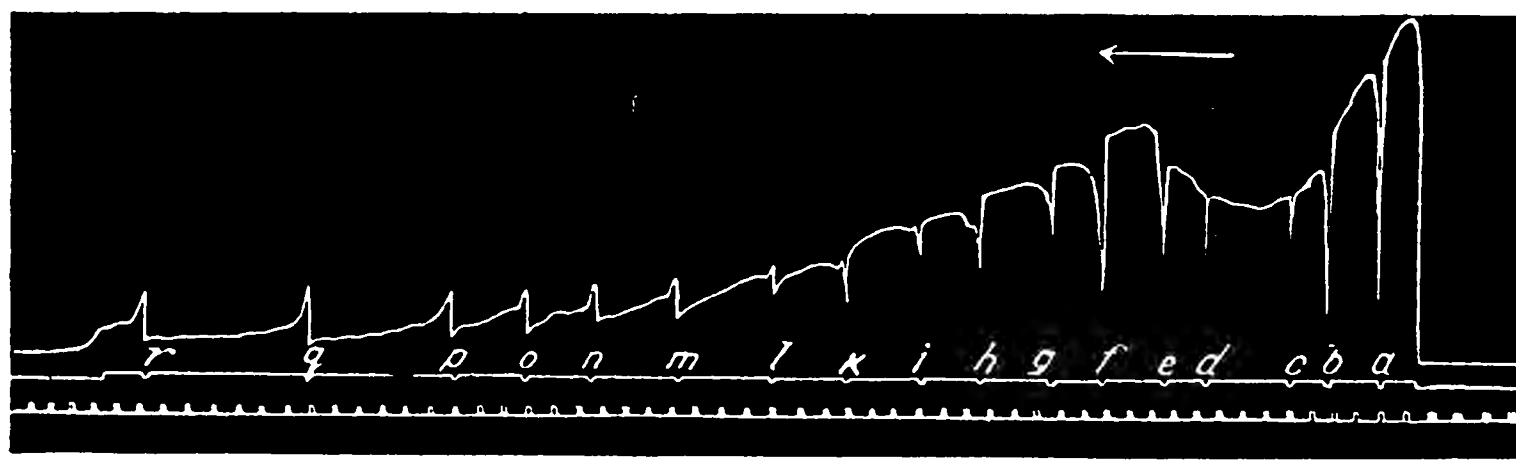
На кривой 30 перерывы тетанизации *a, b* выражаются по возобновлении ее тетаническими поднятиями, не достигающими далеко той высоты тетануса, которую последний имел до перерыва. То же, но уже слабее, выражено в случае *c*. Напротив, таковые же перерывы *d, e,* когда развивается вторичное поднятие (§ 26, кривая 1) кривой при тетанизации силой раздражения *Ps.,* приводят сразу к более высокому тетанусу. Но когда опять дальше происходит снова падение кривой (вторичное падение, § 26), то при пробах *g—k* встречаемся с теми же явлениями, что при *a* и *b*. В дальнейших еще пробах (*l—r*), производимых при ходе кривой, сильно упавшей и близящейся к горизонтальной, перерывы раздражения ведут к более или менее сильным и продолжительным повышениям ее.

Как ни странной может казаться мысль: исследовать утомление с помощью перерыва в раздражении, который нам представляется чуть не синонимом отдыха и восстановления раздражительности, но тем не менее эта мысль, возбужденная результатами двух предыдущих способов исследования, находит крайне убедительное оправдание, как видно из факта, иллюстрированного последним примером.

Явления, связанные с перерывами раздражения *a, b, g—k,* нельзя иначе понимать, как говорящими в том смысле, что *в мышце при известных стадиях тетанизации развиваются*

какие-то процессы, которые выражаются все большим снижением деятельности мышцы и с неизбежностью продолжаются и в то время, когда тетанизация прервана. Или изменено в типе раздражение, можем добавить еще, имея в виду опыты двух предыдущих параграфов со сменою раздражения на *Op.* или на раздражение посредством отдельных индукционных ударов.

Могло бы на минуту возникнуть предположение, что, может быть, само по себе прекращение раздражения при изве-



Кривая 30. $MT = 38$ см. Все время кривой сила раздражения 20 см. Зубцы книзу на 2-й линии соответствуют перерывам раздражения. 3-я линия отмечает по обыкновению секунды. Свежий препарат.

стной высоте тетануса или сама по себе смена его на другой тип раздражения вызывают такие изменения, независимо от совершившихся заранее в мышце каких-то изменений, действующих в этом направлении и дальше по прекращении раздражения. Но первое устраняется одним сличением перерыва *e* с *g* на кривой 30, где перерыв исходит из одной и той же высоты тетануса, а второе устраняется тем, что смена раздражения *Ps.* на *Op.,* как мы видели, совсем иначе действует в первой и третьей фазах, чем оно должно было бы быть, если бы это предположение было верно.[1]

[1] Однако совершенно отрицать значение и присутствие указанного здесь момента трудно. Может быть и он со своей стороны вносит нечто, но он не объясняет всего дела и не устраняет необходимости других моментов.

Итак, сопоставляя этот результат с данными двух предыдущих способов, должно признать, что в известные моменты тетанизации силой раздражения *Ps.* в мышце развиваются какие-то изменения, выражающиеся быстро нарастающим падением тетануса, продолжающиеся известное время по прекращении тетанизации, и тогда они сказываются пониженною раздражительностью, исчезание которой представляет колеблющийся ход.

43. В частности, принимая во внимание данные, полученные по последнему способу и представленные примерною кривою (30), следует еще ожидать, что таких стадий, при действии на свежий препарат силы раздражения *Ps.*, может быть не одна, а столько же, сколько кривая тетануса при непрерывной тетанизации представляет резко развивающихся падений (первичное, вторичное, § 26). Этого последнего обстоятельства мы могли не заметить при исследовании по первым двум способам, где паузы между отдельными приемами тетанизации мы должны были брать довольно большие, чтобы выяснить шире последующие изменения раздражительности. Вследствие этого, ход кривой от тетанизации силой *Ps.*, как, напр., на кривой 29, сильно уклонялся от типичного (§ 26, кривая 1). Поэтому мы там могли совместить в одну вторую фазу изменения раздражительности, которые при более детальном расчленении по третьему способу и при менее усложненном длинными паузами ходе тетанизации оказались бы разделенными друг от друга промежуточной стадией повышенной раздражительности, соответствующей вторичному поднятию тетануса (между *B* и *C* на кривой 1).

Разрешить это последнее предположение было бы важно,— тогда мы могли бы формулировать ход изменений под влиянием тетанизации силы *Ps.* таким образом: когда тетаническая кривая представляет быстро развивающееся падение, то прекращение раздражения оставляет пониженную раздражительность; когда же тетаническая кривая нарастает, то

последействие от тетанизации есть повышенная раздражительность.

Если бы это было так, тогда и ход типичной кривой на свежем препарате служил бы выражением изменений раздражительности мышцы под действием тетанизации силы *Ps.* Это значило бы (кривая 1, от *A* до *C*): раздражительность мышцы сначала быстро нарастает некоторое время, потом она быстро падает (первичное падение); затем она снова несколько медленнее нарастает в известной степени (вторичное поднятие) и потом снова падает (вторичное падение).

Повидимому, сейчас сказанное есть простая парафраза. Иначе и не может быть: высота тетануса служит и выражением высоты раздражительности мышцы,— можно было бы заметить нам. Однако, ввиду сложности и парадоксальности хода кривой, ввиду того, что высота тетануса представляет во всякое данное время сложную и пока нами еще изучаемую зависимость от силы и частоты раздражения, являлось бы уже приобретением и то, что мы имеем основание сказать, что таким же образом, как кривая тетануса, изменяется за это время и раздражительность мышцы, насколько она может быть изучена прекращением в разные моменты тетанизации силы *Ps.* и пробами другого типа раздражения. И если бы были основания так говорить, тогда уже оставалось бы искать причин, почему могла бы указанным образом колебаться раздражительность под действием тетанизации силы *Ps.*

И в самом деле есть указания в подтверждение сделанного предположения. Чтобы не приводить много кривых, говорящих в этом направлении, мы ограничимся рассмотрением только кривой 31.

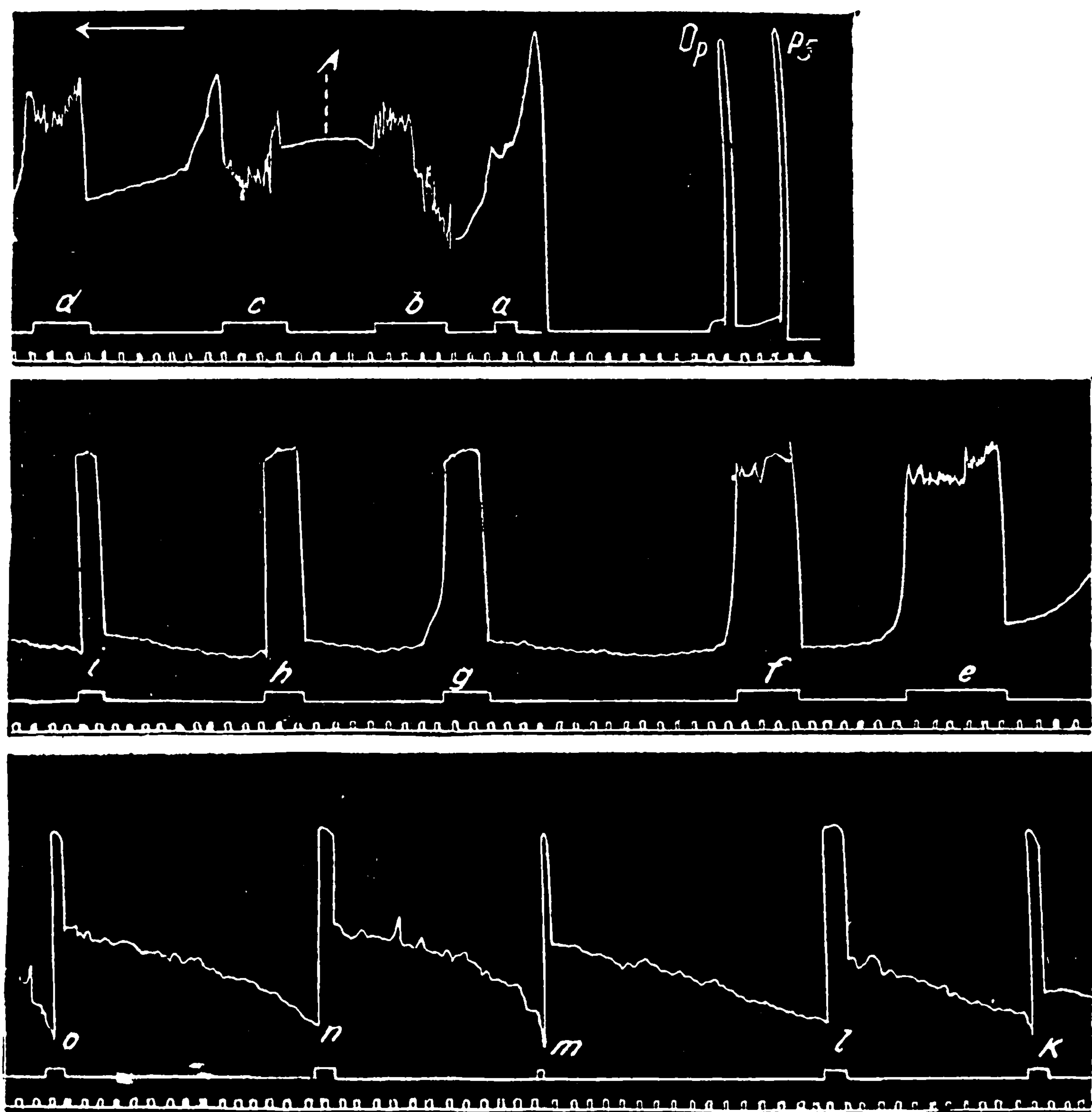
Мы видим, что перед началом опыта и раздражение *Ps.* и раздражение *Op.* дают тетанусы максимальной высоты, между тем в конце кривой оказывается резкая разница в действиях между тою и другою силою раздражения. Однако, если мы специально обратим внимание на первичное падение, куда

падает смена *a* (на *Op.*), на вторичное поднятие, на которое падает смена *b*, и на вторичное падение, начинающееся от пункта, означенного через *A*, на которое падает смена *c*, то мы должны сказать, что в этих стадиях тетанизации пробное раздражение через *Op.* прилаживается к общему ходу кривой и дает те показания, которых можно было бы ожидать на основании предположения, сделанного по данным третьего способа пробы на раздражительность.

Пробы отдельными индукционными ударами, очевидно, применить для разрешения этого частного пункта нельзя, так как для этого пришлось бы делать довольно продолжительные перерывы тетанизации, что сопровождалось бы значительным осложнением от отдыха. Но ввиду того, что во всех случаях, когда производились сличения показаний первого и второго способа, они оказывались согласными в общем между собою, нам кажется уже достаточным и приведенных доказательств, чтобы сказать:

Типичная кривая (кривая 1 от *A* до *C*), *представляющая на свежём препарате в последовательном развитии тетанизирующее действие раздражения силы Ps., может служить в крупных своих колебаниях выражением изменений раздражительности мышцы, вносимых данными условиями тетанизации.*

Почему при этом получается ход ее с такими колебаниями, мы можем на это ответить только впоследствии и то лишь с некоторою вероятностью. В настоящий же момент, помимо этого глубокого причинного вопроса, должно напрашиваться на разрешение то очевидное противоречие, в которое становятся с сделанным сейчас заключением другие факты. Почему на кривой 28 смена *a* дает от раздражения *Op.* тетанус опять максимальной высоты, когда он уже начал падать под действием силы раздражения *Ps.*, и когда, следовательно, по принятому нами сейчас положению, начала в мышце развиваться пониженная раздражительность? Почему и там и на последней кривой 31 в позднейших стадиях тетанизации



Кривая 31. Смена раздражения *Ps.* на *Op.*, причем последнее переносится на ниже, перед мышцей, лежащее место нерва. Время смены отмечено поднятиями 2-й линии, 3-я записывает секунды. *MT* без сопротивления и при раздражении нерва вверху равен 43 см, с сопротивлением (капиллярным) и при раздражения нерва внизу — 37 см. Во время опыта вторичная спираль стоит на 33 см. Перед началом продолжительной тетанизации записаны 2 коротких тетануса: *Ps.* при раздражении верхнего участка нерва, без сопротивления во вторичной цепи; *Op.* раздражением нижнего участка нерва и с введеним сопротивления во вторичную цепь.

показания раздражения *Op.* так сильно расходятся от показаний раздражения *Ps.*? — На это мы можем ответить, что противоречия в действительности тут нет. Все происходит от того, что раздражение *Op.* может давать значительные сокращения в некоторых стадиях понижения раздражительности и утомления, в которых *Ps.* уже дает очень слабые действия. Почему это так, это выяснится впоследствии. Теперь же мы заметим только, что из сказанного сейчас следует, что если и раздражение силы *Op.* дает пониженные действия, как в случаях смены *a, b, c* на только что рассмотренной кривой 31, то это может служить, наверно, указанием на понижение раздражительности. Поэтому, если формулировать то, что говорит этот последний пример (кривая 31), то выходит следующее: смена раздражения *b,* падающая на стадию вторичного поднятия, указывает как пробное раздражение на нарастающую в это время раздражительность и этим подтверждает предположение, сделанное в начале этого параграфа на основании другого способа исследования, а вместе с этим подтверждает то положение, к которому мы стремились в этом параграфе и которое выражено подчеркнутыми словами; но если, с другой стороны, сравнить высоту тетануса при этой пробной смене *b,* следовательно, даже в стадии нарастающей раздражительности, с тем, что дают гораздо позднее аналогичные смены раздражения *d, e, f* и т. д., то мы найдем, что результаты этого параграфа не противоречат результатам, формулированным в § 39, где приняты 3 фазы изменений раздражительности, оставляемых в мышце предшествующей тетанизацией. Из этого сравнения выходит, что хотя в моменты тетанизации, соответствующие вторичному поднятию типической кривой (кривая 1), и развивается в мышце повышенная раздражительность, но она не настолько значительна, чтобы эти явления не подходили под вторую фазу изменений раздражительности и во всяком случае не подходят под принятые нами первую и вторую фазы, где раздражи-

тельность, вслед за прекращением тетанизации силы *Ps.*, оказывается сразу резко повышенной.

Как видно, нам приходится иметь дело с явлениями, в высшей степени сложными и запутанными. С одной стороны, повторим еще раз, и ход кривой и известные пробы указывают на то, что в стадиях тетанизации, соответствующих вторичному поднятию, мы имеем дело с нарастающею раздражительностью, однако (как выходит на поверку по сличениям с изменениями раздражительности от тетанизации в двух других фазах) все-таки в целом с пониженною (один из случаев второй фазы).

С другой же стороны, пробы по трем разным способам говорят, что, когда тетанус под действием силы раздражения *Ps.* и сильно упал или даже все еще падает, но уже слабо (кривая 30, пробы *l—r*, кривая 31, пробы *d, e*), мы все-таки находим мышцу с повышенною раздражительностью (третья фаза), равно как можем констатировать в мышце остающуюся повышенною раздражительность и после очень непродолжительного действия тетанизации на свежий препарат (первая фаза).

Очевидно, что или в исследуемых явлениях принимают участие очень разнородные факторы, изменяющиеся под действием одних и тех же с виду условий крайне несогласно и непараллельно, или принятые нами, да и вообще общепринятые, меры раздражительности страдают какими-либо недостатками и подчинены каким-либо осложнениям.

В самом деле, мы увидим дальше, что замешаны в дело и то и другое. Еще в конце этой главы мы увидим, что даже показания такого, с виду простого и постоянного, реагента на раздражительность, как одиночное мышечное сокращение, могут осложняться известными, ясно констатируемыми и несомненно изобличимыми влияниями, при которых он начинает давать совершенно превратные явления, как, напр., то, что на мышце, вырезанной и долго так или иначе раздражавшейся, одиночные сокращения могут сделаться выше, чем они

были вначале, на свежем препарате, при той же максимальной силе раздражающих индукционных ударов.

Но мы должны итти совершенно последовательно в анализе этих запутанных и сложных явлений и теперь, после рассмотрения последствий для раздражительности мышцы от тетанизации силы *Ps.,* перейти к последствиям от раздражения *Op.*

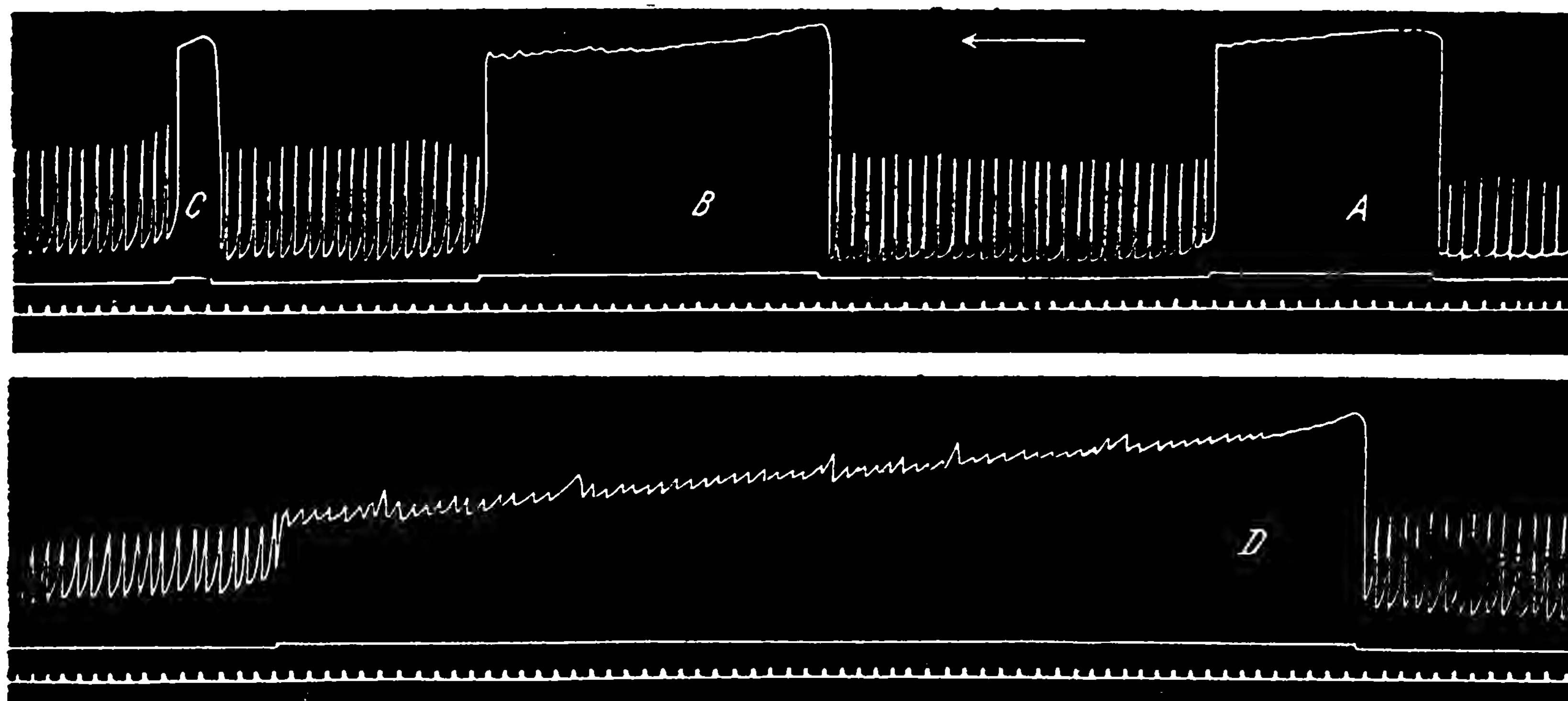
44. *Последствия от тетанизации силы Op.* были исследованы по первому и третьему способам пробы на раздражительность, так как второй способ здесь, очевидно, не применим.

Существенный результат этих опытов заключается в том, что здесь ни в каких стадиях тетанизации не наблюдается в ясно выраженной форме второй фазы изменений раздражительности (§ 39), т. е. когда, по прекращении раздражения силы *Ps.,* последнее оставляет сильно пониженную раздражительность, и восстановление последней идет затем резко колеблющимся ходом. Здесь являются только слабые намеки, которые могут быть замечены лишь после того, как мы подготовлены к ним предшествующими опытами. Поэтому в рассматриваемых опытах первая фаза почти незаметно переходит в третью.

На кривой 32 мы видим 4 приема тетанизации (*A—D*) разной продолжительности с паузами между ними тоже разной продолжительности. Каждый раз сила тетанизирующих индукционных токов одна и та же — *Op.* или suboptimum, близкий к *Op.* И во время тетанизации и в паузах на нижний участок нерва действуют одиночные индукционные удары, как проба раздражительности мышцы. После *A* мы находим во время паузы повышенную раздражительность и чуть заметные колебания ее. После *B* колебания выражены уже заметнее, хотя в общем все-таки слабо; первое и второе отдельные сокращения заметно ниже других, но они все-таки выше, чем шаблонные сокращения перед началом опыта (перед *A*). После *C* колебания раздражительности чуть заметны, высоты последовательных сокращений, в общем, все убывают. После *D*

колебаний раздражительности уже незаметно, отдельные сокращения последовательно убывают в высоте, но и тотчас по прекращении тетанизации они оказываются теперь гораздо ниже, чем шаблонные в начале опыта.

Краткие перерывы раздражения с целью возобновления его тотчас же и исследования вносимых этим эффектов (предыдущий третий способ) не дают здесь ничего характерного.



Кривая 32. Общие примечания те же, что и к кривым 25—27. МТ = 45. Все время опыта при отдельных приемах тетанизации сила раздражения 42 см.

Обыкновенно, по возобновлении после очень краткого перерыва, раздражение дает или те же, что перед перерывом, или несколько усиленные эффекты. Но иногда встречается и наоборот: по возобновлении раздражения получается несколько меньшей высоты тетанус, чем перед перерывом. Но вообще здесь не наблюдается ничего резкого и постоянного, соответствующего тому, что описано нами в § 42.

Можно заметить, что предмет настоящего параграфа по отношению к главному предмету нашего исследования имеет скорее интерес по отрицательным своим сторонам.

45. Из сличения результатов первых параграфов этой главы с результатами предыдущего параграфа оказывается, что

характерным и отличительным для тетанизации силы *Ps.* служит то, что она в известные стадии своего действия, — и именно, можно принять как правило, в стадии, соответствующие крутому падению ее тетануса,— оставляет сильно и продолжительно пониженную раздражительность, которая восстановляется, сильно колеблясь.

Насколько этот результат можно утилизировать и связать со всеми изучаемыми явлениями, вопрос этот мы должны пока оставить в стороне. В настоящее время мы должны принять его как факт, в известной степени отличительный для силы раздражения *Ps.*, и сделать из него ближайшие выводы.

Выше мы могли видеть (§§ 42, 43), что раз соответственное этому изменение раздражительности произведено в мышце тетанизацией, оно идет и продолжается дальше в известной степени независимо от того, продолжается ли раздражение или уже прекращено. Это указывает на то, что оно берет свое происхождение в каких-то глубоких и прочных изменениях раздражаемого аппарата в сравнении с теми его изменениями, которые могут быть устранены одною переменою типа раздражения, как, напр., в дальнейших стадиях тетанизации состояние *Ps.* устраняется через одну лишь смену на раздражение *Op.* Отсюда до очевидности ясно, что:

Мышца под действием тетанизации силы Ps. может переживать внутренно очень несходные состояния, представляя в то же время наружно, по интенсивности сократительных действий, повидимому, одно и то же. Так, напр., на кривой 31 мы находим мышцу пред началом каждой из трех смен на *Op.: b, e, l,* почти при одной и той же высоте тетанического сокращения, между тем показания этих трех смен в высшей степени различны и притом вовсе не в том смысле, чтобы можно было, как ни есть, их запросто подвести под явления все нарастающего утомления. Скорее выходит как будто наоборот.

Поэтому должно получиться впечатление, что исследования этой главы не только не приближают нас к уяснению

получаемых явлений, но еще более их запутывают. Тем не менее, однако, дальнейшее изложение имеет в виду привести все наблюдаемые явления в соотношение с утомлением мышцы, и для этого нам важно обратить внимание на следующее, как результат последних рассуждений: расслабление мышцы, более или менее полное, во время тетанизации сильными токами, может быть связано с двумя довольно различными ее состояниями; одно — назовем: *полное утомление,* когда мышца и по прекращении тетанизации обнаруживает более или менее продолжительное и сильное понижение раздражительности, и другое — *относительное утомление,* когда она тотчас по прекращении тетанизации способна отвечать на некоторые другие ряды раздражения сильными сокращениями. То, что мы условились выше называть «состояние *Ps.*» соответствует, очевидно, этой последней форме изменений раздражительности мышцы.

Эти 2 состояния могут быть связаны переходными формами, но тем не менее в типичных проявлениях своих они очень различны.

46. Мы всегда говорили в этой главе об изменениях раздражительности мышцы, хотя пробные раздражения прикладывались или к ее нерву или к ней самой, но некураризованной.

Отрицательно основания на это даются свойствами нерва долго не утомляться при деятельности (§ 32) и не представлять сколько-нибудь значительных колебаний раздражительности в течение наших опытов, насколько об этом можно судить по большому относительно постоянству *МТ* (§ 3).

Положительно основания этому даются опытами на кураризованной мышце. Г. Шуенинов, по моему предложению, производил аналогичным вышеизложенному способом исследование раздражительности мышцы, когда она кураризована и когда тетанизирующее (исследуемое) и одиночное (пробное) раздражения попеременно прикладываются непосредственно к ней самой. Оказалось, что изменения раздражи-

тельности и такой мышцы могут быть, в полном соответствии к описанному здесь, разбиты на те же 3 фазы. При этом г. Шуенинов констатировал также, что в фазах тетанизации, оставляющих повышенную раздражительность, эта последняя документируется не только более высокими одиночными сокращениями, но вместе с тем она выражается и понижением порога раздражения для одиночных пробных возбуждений.

Что курaризованная мышца представляет те же изменения раздражительности под действием тетанизации, как и в случае ее непрямого раздражения, это обстоятельство много говорит в пользу того, что вообще происхождение исследуемых нами явлений берет свое начало именно в самой мышце, а не ее нервных окончаниях (§ 36).

В заключение этой главы, окончательная оценка и систематизация результатов которой может быть сделана лишь гораздо позднее, мы должны обратить внимание на то, что показания каждого в отдельности из способов выражения раздражительности и утомления страдают некоторыми недостатками, и поэтому они должны быть контролируемы и проверяемы друг другом.

Что высота тетануса не может служить всегда прямым критерием для данных изменений, доказательством этому служит все предыдущее изложение. Теперь мы намерены в дополнении к этой главе указать на один из источников осложнения эффектов раздражения отдельными индукционными ударами.

Говорим: «на один из источников», потому что в последней главе имеется в виду говорить еще об одном возможном источнике осложнений.

Дополнение

Тетанизированное одиночное сокращение

47. В первой и третьей фазах тетанизации силы *Ps.* и во всех не очень поздних стадиях тетанизации силы *Op.* мы встречали очень странный факт, что тут после более или

менее продолжительной тетанизации наблюдаются одиночные сокращения большей высоты, чем максимальные сокращения в начале опыта на том же препарате и при той же силе раздражающих индукционных ударов.

В общей форме факт этот не новый в физиологической литературе. Он именно и замечался предыдущими исследователями, тогда как от них, повидимому, ускользнула вторая из принятых выше фаз изменений раздражительности под влиянием тетанизации.

Нечто в этом роде встретили Россбах и Гартенек[1] при исследовании мышцы у теплокровных.

Бор[2] подтверждает их наблюдение и говорит: «упомянутое кратко Россбахом явление, что иногда то же самое (одиночное) раздражение, приложенное к мышце *непосредственно* после тетануса, вызывает *больший эффект*, чем перед тетанусом, есть правило, имеющее значение для всех случаев (исключая вторую фазу тетанизации силы *Ps.*,— поправим мы на основании вышеприведенных опытов). Оно не теряет значения даже в том случае, если раздражение перед тетанусом вызывало уже максимальные сокращения. Это *последействие* тетануса встречается как в том случае, когда он оставляет

---

[1] Rossbach u. Harteneck, Archiv f. d. ges. Physiologie, XV, S. 10. «По окончании тетанического раздражения несколько раз наблюдались при действии замыкательных и размыкательных индукционных ударов очень высокие отдельные сокращения, как будто тетанус действовал восстановительно от утомления, за которыми лишь потом уже следовали сокращения ожидаемой и постоянной высоты». Впрочем наблюдение их могло бы получить объяснение, помимо того, что будет нами сейчас предложено, а именно на том пути, на который будет указано в следующей главе.

[2] Раньше Бора, но после Россбаха и Гартенека, сделал аналогичные наблюдения также Кронекер (Archiv für Anat. u. Physiologie, Physiol. Abt., 1879, S. 45—46). После некоторой тетанизации он также получил на максимальное раздражение сокращения большей высоты, чем до тетанизации. Он не упоминает о наблюдениях двух предшествующих ему исследователей, как Бором пропущены его наблюдения.

после себя контрактуру, так и тогда, когда последней не существует, и есть, следовательно, *совершенно независимый от контрактуры* феномен, хотя естественно он часто связан с существованием контрактуры, и поэтому иногда может быть рассматриваем как зависящий от нее» (курсив подлинника).

Аналогичное с этим явление наблюдалось и при продолжительном раздражении лишь отдельными индукционными ударами; часто тогда вершины одиночных сокращений располагаются по волнистой линии, нечто вроде того, что у нас на кривой 32 в паузе между тетанусами *A* и *B* или *C* и *D*. Кронекер[1] говорит об этом, как «о неправильностях раздражительности, которые исчезают с течением деятельности», уступая место затем прямолинейному падению утомления, по нему. Россбах и Гартенек[2] наблюдали на мышцах теплокровных это в очень резкой форме. Хотя Функе[3] в своих исследованиях о развитии утомления не обращал специального внимания (стр. 228) на высоты записываемых им отдельных сокращений, однако и в его работе можно найти примеры этого (напр. кривая 17, *a, b*).

Мне кажется, все эти явления получают объяснение из следующего наблюдения,— по крайней мере нельзя отрицать некоторое вмешательство представляемого им момента в эти явления.

Если слабо тетанизировать мышцу индукционными токами, прикладывая последние или прямо к ней или к нерву в нижней части ствола, и в то же время на верхнюю часть нерва действовать отдельными индукционными ударами, то эффекты от последних являются чрезвычайно усиленными и по высоте и по продолжительности,— они становятся тетани-

---

[1] Kronecker, Arbeiten aus d. Physiol. Anstalt zu Leipzig, 1871, S. 198.

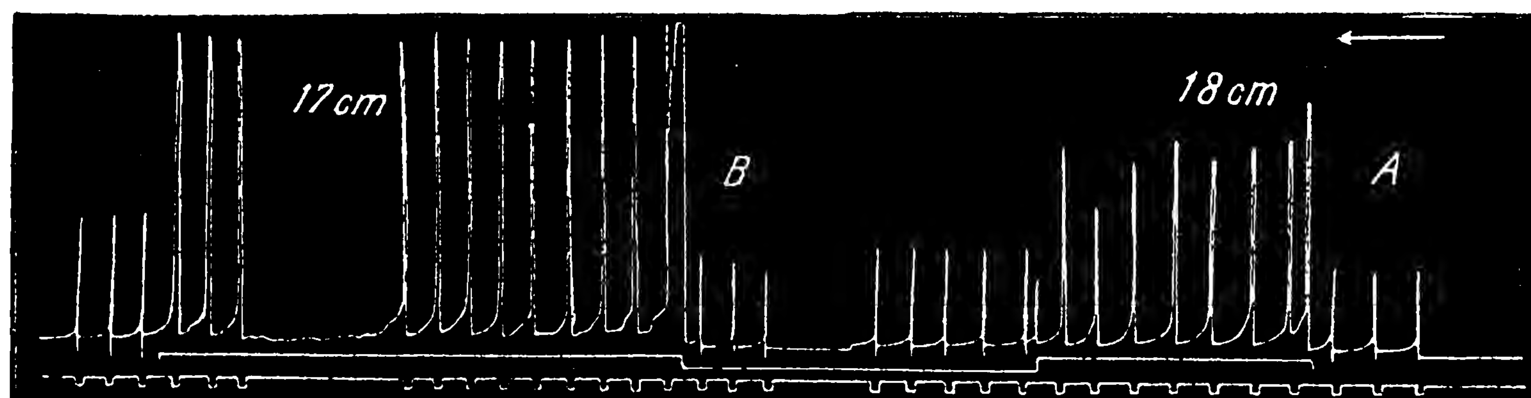
[2] Rossbach u. Harteneck, Archiv f. d. ges. Physiologie, XV, S. 4—5.

[3] Funke, Archiv f. d. ges. Physiologie, VIII, S. 231.

ческими, сохраняя в то же время общую форму одиночных сокращений.

Поэтому их следовало бы называть: тетанически видоизмененные одиночные сокращения. Но так как такое выражение было бы очень длинно, то мы можем его заменить через все-таки несколько более короткое обозначение: *тетанизированные одиночные сокращения.*

В опыте *А* тетанизация берется настолько слабая, что она обнаруживает себя только сокращениями вначале и конце.



Кривая 33. Линия 2-я поднятиями отмечает время тетанизации. Последняя прикладывается к нерву внизу, перед мышцей. Нижняя линия отмечает перерывы метрономом первичного тока; размыкательные токи, индуцируемые последним, служат для раздражения. Перерыв этой линии соответствует и перерыву этих последних раздражений.

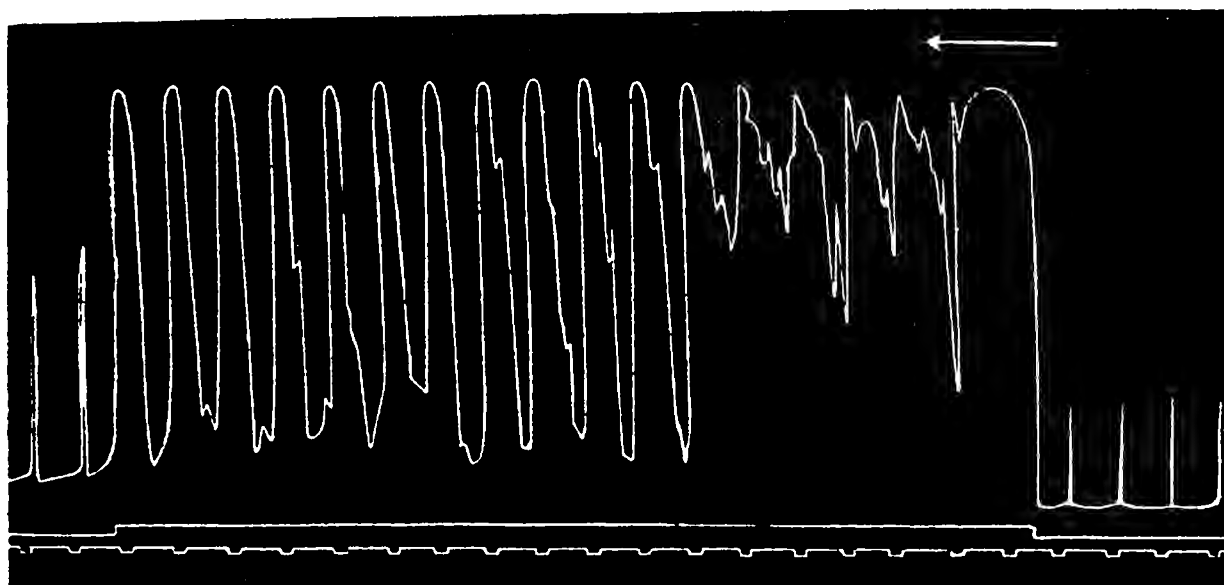
Но как только она приложена, эффекты от одиночных раздражений сразу усиливаются; они остаются несколько усиленными и по прекращении тетанизации.

В опыте *В* (после некоторой паузы после предыдущего) тетанизация посильнее, но тетанус все же слабый, как видно, вначале и в середине, где временно прекращено действие одиночных раздражений. Здесь эффекты от одиночных раздражений модифицированы за время тетанизации еще сильнее, и можно заметить уже, что они усилены и по продолжительности, не только по высоте.

На следующей кривой 34 применяется тетанизация еще

сильнее. Здесь получается такое впечатление, что как будто сам тетанус, под действием прибавки отдельных раздражений, распался на ряд соответствующих им отдельных тетанусов, и это становится тем заметнее, чем сам тетанус падает постепенно все больше, и когда, следовательно, может менее замаскированно сказаться значение прибавок к нему от отдельных раздражений.

48. Мы не имели достаточно времени для разработки этого явления, интересного и в других отношениях, а поэтому



Кривая 34. Объяснение в тексте.

прибавим здесь еще немногое к его характеристике, оставляя за собою право остановиться позднее на его разработке.

Вышеприведенные примеры показывают, что величина модификации одиночного сокращения в указанном направлении зависит от высоты тетануса, пока он не достиг очень большой высоты, когда одиночное раздражение становится бессильно на нем отразиться.

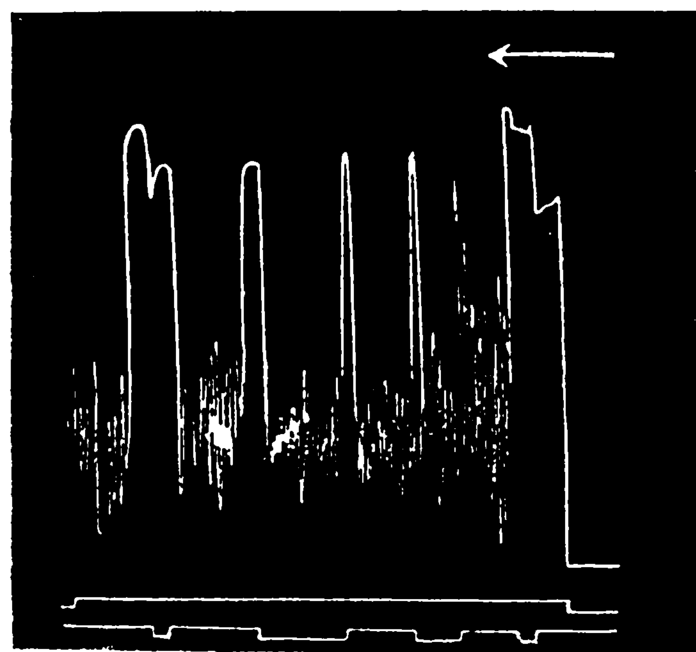
Но и величина самого одиночного сокращения определяет в известной степени размер испытываемой им модификации под влиянием тетануса, и притом размер модификации как со стороны высоты, так и продолжительности.

Примером может служить кривая 35.

Тут действуют как одиночное раздражение и замыкатель-

ные и размыкательные индукционные удары; первые (соответствующие по времени опусканиям и 2-й линии), несколько более слабые перед опытом, во время тетанизации оказываются уступающими вторым как по высоте (за одним исключением), так и по растянутости во времени.

Растянутость во времени тетанизированного одиночного сокращения находит для себя, повидимому, благоприятный момент в утомлении. И может быть, она в этом отношении идет параллельно со свойствами самого одиночного сокращения, которое с течением утомления становится также более растянутым. Но параллелизм этот идет, повидимому, гораздо дальше и с этой стороны становится крайне интересным.



Кривая 35. Тетанизирующее раздражение приложено к мышце, электроды по концам ее. Нижняя линия отмечает замыкания (опускания) и размыкания (поднятия) первичного тока. Ток замыкается и размыкается от руки через неправильные интервалы.

Как известно, кривая одиночного сокращения на свежей и на утомленной мышце протекает в известной степени различно. Свежая мышца скоро расслабляется после одиночного сокращения и в конце представляет колебания («эластические колебания»); последние несомненно в известной степени зависят от собственных колебаний пишущего рычага, так как они усиливаются с тяжестью последнего (или отягощения). С другой стороны, мышца утомленная расслабляется гораздо медленнее, и иногда (по Функе,[1] что подтверждено другими исследователями и наблюдалось мною лично нередко), в известных фазах утомления, на склоне падения мы-

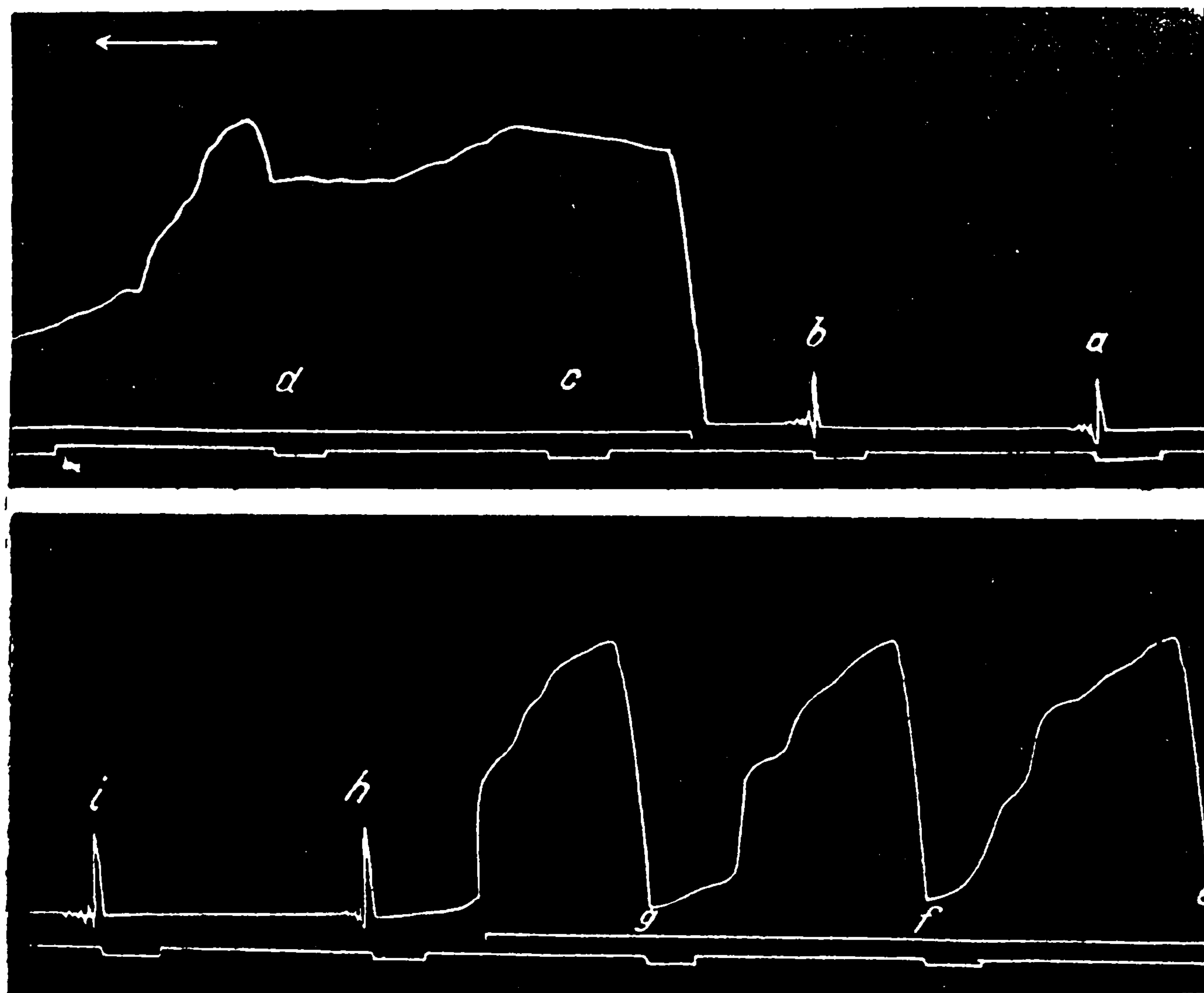
[1] Funke, Archiv f. d. ges. Physiologie. VIII, S. 236.

шечного сокращения она представляет временное вторичное возвышение — «нос» (Nase).

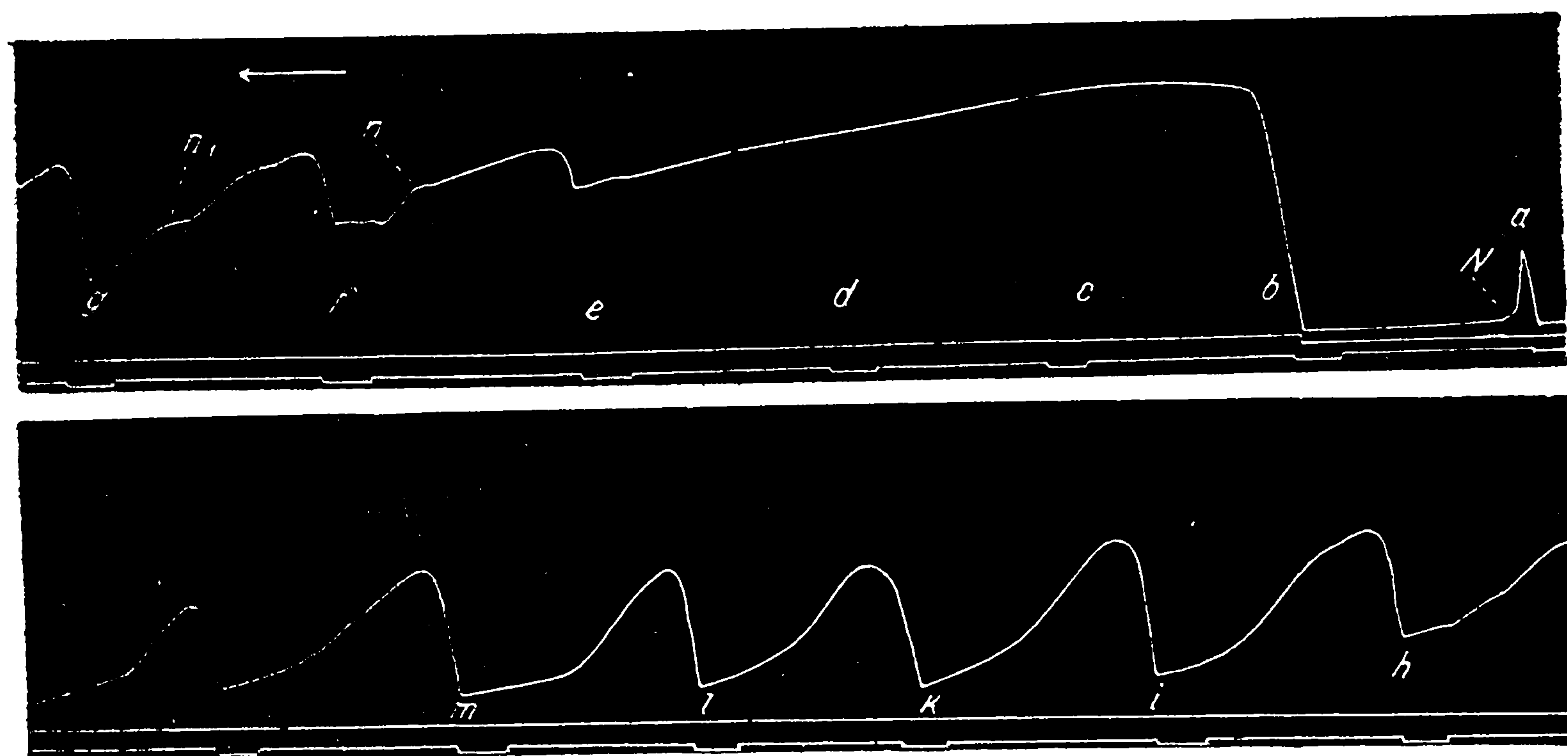
Тетанизированное одиночное сокращение представляет на своей кривой колебания, которые, повидимому, должны быть признаны соответствующими этим известным явлениям, и только эти последние, как и все в целом, видоизменены, растянуты в смысле тетаническом. Если это так, то становится в высшей степени любопытным исследовать детально свойства одиночного сокращения на этом пути. Тогда, может быть, окажется, что хотя и можно применением легких рычагов и *увеличением сопротивлений* в регистрирующих приспособлениях свести на нуль колебания в конце кривой сокращения свежей мышцы, но это еще не значит, что в известной степени и форме эти колебания не лежат во внутренних процессах самого физиологического акта возбуждения. Тогда и «нос» в дальнейших стадиях работы мышцы получит, вероятно, определенное значение.

Кривые 36 и 37 записаны при большей обыкновенного скорости вращения цилиндра, что видно на обеих по нижней линии, которая отмечает перерывы метронома, колеблющегося приблизительно 30 раз в 1 мин. и дающего при размыканиях первичной цепи раздражающие размыкательные индукционные удары. Обе кривые записаны на одном и том же препарате: первая на свежем, вторая, когда он был уже значительно утомлен. Электроды тетанизирующего тока приложены также к нерву, но ниже на расстоянии 23 мм от верхней пары электродов, приводящей отдельные индукционные удары. Линия 2-я с зубцами на концах отмечает от руки время тетанизации. Регистрирующее обыкновенное приспособление (§ 23).

На кривой 36 одиночные сокращения *a* и *b* происходят до тетанизации и сопровождаются характерными для свежего препарата колебаниями в конце. Каждое тетанизированное одиночное сокращение представляет в нисходящей части также несколько колебаний, обнаруживающих в общем некоторую правильность. Раздражение *c*, падая на тетанус значительной



Кривая 36. Объяснение в тексте.



Кривая 37. Объяснение в тексте.

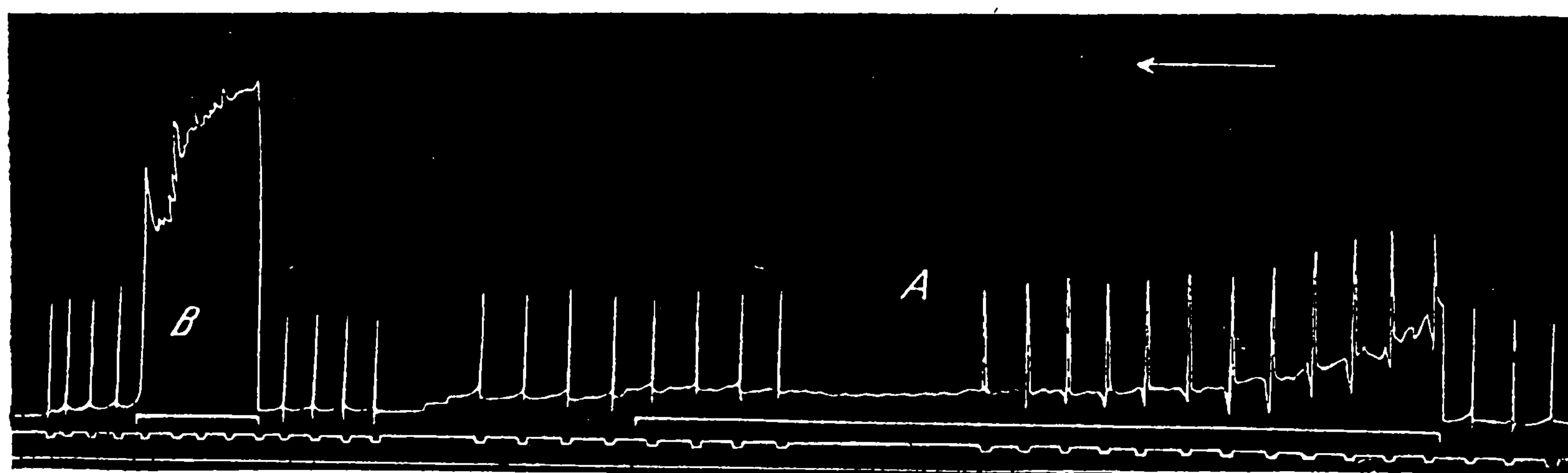
высоты, не в состоянии вызвать заметного его усиления, но вторичные колебания при падении в некоторой степени уже обнаруживаются. По прекращении тетанизации наблюдаются слабо повышенные отдельные сокращения (*h*, *i*).

В начале кривой 37 мы видим в качестве образчика одно одиночное сокращение, характеризующее уже некоторое утомление. В нисходящей части его, под буквой *N*, мы видим нечто вроде «носа» — одно слабое возвышение. Затем, когда начинается тетанизация и она настолько падает, что могут сказаться надбавки от одиночных раздражений, мы видим в двух таких ближайших случаях тетанизированных одиночных сокращений (*f*, *e*) ясно образованные вторичные возвышения (n, n_1), но затем все это исчезает в дальнейших случаях, с дальнейшим развитием утомления. Мы не можем воспроизвести до конца этот опыт,— кривая получилась бы очень длинная, и потому она обрезана. Но когда в конце была прекращена тетанизация и были записаны одиночные сокращения без нее, то последние представляли в миниатюре совершеннейшую копию наблюдаемых на представленной кривой последних тетанизированных одиночных сокращений (*l* и т. д.).

Вместо отдельных индукционных ударов употреблялись нами для таких опытов также замыкания и размыкания постоянного тока того или другого направления. В общем результаты получились те же, но в частностях наблюдались явления, заслуживающие внимательной дальнейшей разработки, от чего мы должны были пока уклониться за недостатком времени. К тому же эти частности не связаны непосредственно с предметом настоящего исследования.

49. Было бы преждевременно задаваться вопросом выяснить вполне причину и происхождение тетанизированного одиночного сокращения. Мы укажем на одно условие, которое представляется необходимым для его происхождения: *необходимо, чтобы волна возбуждения от одиночного раздражения проходила через то место, где действует на мышцу тетанизирующее раздражение.* Поэтому последнее должно быть при-

ложено к нерву ниже места раздражения отдельными индукционными ударами или же должно быть приложено прямо к мышце. Напротив, если оно приложено к нерву в верхней части ствола, а отдельные индукционные удары действуют на нижнюю часть ствола, то получаются явления простого складывания (superpositio) тетанического сокращения и одиночного сокращения: картина получается совсем другая.



Кривая 38. Объяснение в тексте.

Кривая 38 получена в совершенно одинаковых условиях с кривыми 33 и 34, за единственным различием, что теперь место происхождения одиночных раздражений лежит ниже места тетанизации, тогда как там было наоборот. Расстояния между двумя парами электродов по длине нерва были одинаково велики в обоих случаях, не менее 25 мм. Однако в этом случае мы видим и во время тетануса слабого (*A*) и во время тетануса более сильного (*B*) отдельные сокращения поднимающимися от уровня тетанической кривой в виде зубцов той же продолжительности и той же или меньшей высоты, что были одиночные сокращения и до приложения тетанизации.[1]

[1] Отрицательный результат в этом опыте служит указанием на то, что положительный результат (тетанизированное одиночное сокращение) при другой постановке нельзя объяснять как прямое следствие самого отдельного индукционного удара, который, возможным образом, мог бы действовать своим экстраполярным электротоном на тетанизируемое место

Если бы явления тетанизированного одиночного сокращения получались только тогда, как обе пары электродов прикладываются к нерву, можно было бы попытаться объяснить его происхождение таким образом, что ток действия (волна возбуждения), распространяясь вниз по длине нерва и проходя на этом пути тетанизируемое место нерва, производит здесь временно электротонические изменения раздражительности, вследствие чего тетанизирующие индукционные токи могут за это время обнаруживать усиленные эффекты (а может быть также, в некоторые другие моменты, и ослабленные эффекты, которых бы и следовало поискать), сам же ток действия, производящий эти изменения, так сказать, растворяется в них, сливается с модифицированными им действиями тетанического раздражения.

Но когда пришлось бы такое объяснение перенести на случай, где одиночные раздражения попрежнему действуют на нерв, между тем тетаническое раздражение приложено прямо к мышце с ее нервными элементами, а явления получаются по сути те же, — это объяснение встречалось бы с крайне сложными и неразрешимыми для настоящего времени условиями. Поэтому вдаваться в подобные рассуждения с настоящим экспериментальным материалом и на настоящем месте было бы недостаточно мотивированным делом.[1]

нерва и вызывать здесь более или менее продолжительные изменения раздражительности. Если бы это было так, то это было бы возможно и при последней постановке К тому же, когда другое раздражение из двух прямо прикладывается к мышце, конечно, не может быть и речи о возможности такого объяснения.

[1] Существенную услугу в деле разъяснения натуры тетанизированного одиночного сокращения может оказать телефон. Крайне интересно определить, какого характера токи действия будут обнаружены им как выражение внутренних периодических процессов тетанизированного одиночного сокращения. Если бы, напр., во время периодически повторяющихся таких сокращений, как на кривых 33, 34, 36, слышался в телефоне каждый раз также периодически на короткое время мышечный тон, соответствующий чистоте тетанического раздражения, вроде того, что наблю-

50. Но как бы ни разъяснились в конце концов явления тетанизированного одиночного сокращения, нам кажется, что моменты, определяющие их происхождение, могут развиться в опытах с продолжительными раздражениями мышцы, будут ли это раздражения тетанические или следующие длинными рядами отдельные раздражения. В самом деле, в этих условиях всегда мышца представляет, как общеизвестно, все более и более развивающееся «остаточное сокращение», которое в сильно выраженной форме получило у Тигеля[2] название «контрактуры». Как бы ни рассматривать «остаточное сокращение», но, когда оно или долгое время после тетанизации или все время в интервалах между одиночными сокращениями держит мышцу, несмотря на привешенную к ней значительную тяжесть, над линией абсцисс, мы вправе считать тогда мышцу находящейся все время в состоянии некоторого слабого возбуждения. Происходит ли это вследствие того, что в мышце при продолжительной деятельности накопляются какие-то химические продукты, поддерживающие ее в слабой степени тетанического возбуждения, производят ли прямые и сильные раздражения мышцы, как у Тигеля, непосредственно более или менее значительные изменения ее химической и молекулярной структуры, или это связано каким-то другим неизвестным процессом с утомлением мышцы, — во всяком случае мы имеем право рассматривать ее как находящуюся в состоянии некоторого продолжительного слабого возбуждения.

Но если это так, то на такую мышцу падающие отдельные раздражения должны действовать на манер того, как у нас в опытах действуют они, когда производят тетанизированное одиночное сокращение. Фокус длящегося возбуждения такой

далось мною на сердце при раздражении блуждающего нерва (Bull. de l'Acad. imp. des Sci. de St.-Petersbourg, t. XXIX, p. 250. Также в Centralbl. für die medic. Wissensch., 1884, № 1), то явление представляло бы большой интерес во многих отношениях.

[2] Tiegel. Archiv. f. d. ges. Physiologie, XIII, S. 71

мышцы можно считать всегда находящимся в ней самой, а всякое приходящее отдельное раздражение считать, по аналогии с нашими опытами, как бы приходящим сверху, конечно, понимая последнее слово: сверху, в широком значении, даже по отношению к распространению одиночного возбуждения по длине самого мышечного волокна.

Если мы допустим этот внутренний параллелизм явлений, то становится очевидным, что разбираемый нами в последних параграфах момент должен вмешиваться в исследования раздражительности и утомления мышцы и притом вмешиваться совершенно определенным образом. Тогда было бы объяснимо крайне странное и непонятное явление, почему это мышца вырезанная начинает в известных стадиях деятельности давать одиночные сокращения большей высоты, чем наблюдавшиеся максимальные сокращения в начале опыта. (А у Россбаха и Гартенека при опытах над мышцами теплокровных, находящимися *в условиях кровообращения,* с продолжением ряда одиночные сокращения и могли действительно становиться вдвое выше, чем они были вначале при действии того же максимального раздражения).[1] Тогда было бы понятно также, почему такие сокращения своими вершинами располагаются в ряду иногда по более или менее неправильной волнистой линии: это было бы эквивалентно тому, что у нас на кривой 33 при очень слабой тетанизации (*А*) тетанизированные одиночные сокращения представляют не всегда одну и ту же по величине модификацию.

Для этого объяснения вовсе не необходимо, чтобы мышца при действии на нее отдельных раздражений находилась в состоянии ясно выраженного остаточного сокращения или контрактуры. Если та ничтожная высота тетануса, в случае *А* на кривой 33, которая в дальнейшем ходе тетанизации равна по величине остаточному сокращению, если она способна пред-

[1] То же еще раньше их наблюдал на лягушке в условиях кровообращения Тигель (Berichte d. Sächs. Acad., 1875. S. 80).

ставить почву для ясно выраженного тетанизированного сокращения, то, очевидно, действие этого момента мы должны допустить в известной степени существующим и при таких степенях остаточного возбуждения, которые уже не улавливаются простыми миографическими средствами.

В самом деле, известно, напр., что высыхание нерва, даже в таких стадиях, когда оно еще не выражается внешними эффектами возбуждения, усиливает уже в резкой степени эффекты раздражения током. Грюнхаген[1] подобные случаи, правда, рассматривает как эффекты суммирования раздражений в месте приложения деятельного само по себе раздражения. Но в пользу нашего толкования этого факта говорит наблюдение Гарлесс,[2] что такие эффекты при высыхании нерва наблюдаются тем сильнее, чем обширнее подвергающийся высыханию участок нерва. Так обыкновенно и смотрят на явления, связанные с высыханием нерва, как на совокупное действие различных частей высыхающего нерва, а не отдельного места нерва.[3]

Таким же образом мы были бы расположены объяснить некоторые случаи повышения раздражительности, связанные с химическими, термическими и механическими воздействиями. Может быть, и изучавшиеся подробно Вундтом,[4] а потом и другими, изменения раздражительности с положительным характером как последействие предшествующего возбуждения подводятся в известной степени под те условия, которые, по нашему мнению, ведут к тетанизированному одиночному сокращению, а не сводятся исключительно к изменениям раздражительности лишь в участке нерва, подвергающемся действию нового раздражения через известное время после

[1] Gruenhagen, Zeitschr. fur d. ration. Medic., Bd. XXVI, S. 204. — Funke. Lehrbuch der Physiologie, I, S. 651 (7-е изд. Грюнхагена).

[2] Harless, Zeitschr. für d. rat. Medic., 1859, Bd. VII, S. 219.

[3] Hermann. Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 97.

[4] Wundt, Untersuch. zur Mechanik d. Nerven u. Nervencentren, I Abt, Cap. 4, II Abt., S. 66.

предшествующего. Эти же условия могут быть замешаны и в явление суммирования в нервно-мышечном аппарате раздражений, даже самих по себе не действующих, как их наблюдал, напр., Рише.[1] Что действительно в подобных случаях мышца относится не индиферентно и не фотографически копирующим образом к возбуждениям, идущим к ней по нерву, это видно будет из опытов главы IX.

Впрочем, для доказательности наших взглядов вовсе не требуется, чтобы только что перечисленные факты непременно говорили в пользу такого объяснения. Мы говорим о них скорее для того, чтобы указать, что можно попытать объяснение этих фактов в смысле вмешательства тут условий, определяющих происхождение тетанизированного одиночного сокращения. Для доказательности же нашего рассуждения достаточно и того, что раз мы видим вмешательство остаточного сокращения в происхождение и величину последующих одиночных сокращений, мы должны допустить то же и при таких степенях остаточного возбуждения, которые не показываются уже миографом.

51. Из предыдущих фактов и рассуждений вытекают неизбежно следующие выводы.

1. *Одиночные сокращения, повторяясь через правильные интервалы, должны приобретать все более и более характер тетанизированных одиночных сокращений, т. е. принимать постепенно все яснее выраженный тип коротких тетанусов.*

Необходимость этого заключения выходит из того, что при обыкновенно употребляющихся интервалах между отдельными раздражениями очень скоро устанавливается такой порядок, что новое возбуждение падает на мышцу, когда последняя представляет еще остаточное сокращение от предыдущего; «вследствие этого подножные точки отдельных сокращений должны подниматься все выше и выше над осью абсцисс»,[2]

---

[1] Richet, Travaux du laborat. de M. Marey, III, p. 97.

[2] Funke, Archiv. d. ges. Physiologie, VIII, S. 233.

напр. при интервале 2 сек. на 3—4 мм над абсциссою, а в очень поздних стадиях утомления в некоторых случаях «миограмма, несмотря на интервалы в несколько секунд, становится очень похожей на кривую постоянного тетануса,— мышца чертит на большем или меньшем расстоянии от абсциссы линию, на которой отдельные сокращения обозначаются еще лишь совершенно слабыми повышениями».[1] Начало процесса выследить, конечно, трудно, но он начинается очень рано, как известно из опытов Марея, Тигеля и других; так, напр., у нас при интервале 1.5 сек. уже в самом начале кривой 25 (до первой тетанизации) замечается на свежем препарате постепенное поднятие подножных точек одиночных сокращений над абсциссой, и, начиная с 8-го одиночного сокращения, и абсолютная высота (без отношения к оси абсцисс) каждого из них становится заметно больше. Между тем это еще начало дела, когда каждое из сокращений представляет в конце «эластические колебания».

Выражение этого на высоте эффектов от отдельных раздражений отчасти уже видно из вышесказанного, но вслед за этим будет говориться еще раз о том же. Что касается до выражения в продолжительности эффектов от одиночных раздражений, то за него, может быть, можно принять первый в этом отношении факт, установленный Гельмгольцем.[2] С развитием утомления вершина кривой одиночного сокращения отодвигается все дальше от начала, и сама кривая становится все растянутее. Если это совпадает с меньшей высотой кривой, то это явление допускает еще другое толкование;[3] но когда в длинном последовательном ряду сокращений первое время появляются постепенно кривые не меньшей, но несколько большей высоты, чем предшествующие максимальные

---

[1] Funke, op. cit., S. 233.

[2] Helmholtz, Archiv für (Anat u.) Physiologie, 1852, S. 212.

[3] См., напр.: Funke, Archiv f. d. ges. Physiologie, VIII, S. 240, и у нас примечание на следующей странице.

сокращения, и в то же время более растянутые во времени, то во всяком случае такие кривые соответствуют большей и внешней и внутренней работе, и едва ли они могут быть лучше истолкованы, как выставленным сейчас положением. Таковы кривые на фиг. 106 у Марея в известной книге «Du mouvement dans les fonctions de la vie» (воспроизведено в учебнике Beaunis, фиг. 134). Эта фигура как бы нарочно получена для подкрепления нашей мысли. При быстро вращающемся цилиндре мышца записывает ритмически одно сокращение над другим. Постепенно дело доходит до того, что, наконец, при 87 сокращении мышца пишет кривую почти в 1.5 раза выше, а продолжительность восходящей части ее увеличилась *почти вдвое*! Насколько, наконец, нарастает таким образом (оставляя высоту в стороне) продолжительность кривой от отдельного раздражения и в восходящей и в нисходящей части, это можно видеть у Функе (стр. 232 его статьи в Pflüger's Archiv, Bd. VIII). Но, конечно, это удлинение испытывает, как нам и следует ожидать, более нисходящая часть, и здесь оно может сделаться так велико («colossal»), что «уменьшение крутизны восходящей части перед ним исчезает».[1]

[1] Предложенное здесь толкование изменений формы кривой одиночного сокращения с течением утомления нам представляется гораздо более объясняющим дело, чем общепринятое (напр. у Функе). Последнее совершенно гипотетично и в сущности придумано только для формулирования самого факта. Как известно, по нему предполагается, что изменение мышечной ткани в зависимости от деятельности связано с отложением химических продуктов, противопоставляющих препятствия обратному растяжению мышцы по окончании активного процесса укорочения,— принимается *пассивное укорочение* мышцы. И гипотетическое сопротивление и пассивное укорочение все растут с ходом утомления. Но ведь, с другой стороны, утверждают (Дондерс и ван-Мансвельт), что утомленная мышца растяжимее. Опять же становится совершенно непонятным результат опытов самого Функе, что «сильнее отягощенная мышца идет постоянно впереди мышцы менее отягощенной в отношении растянутости от утомления (Ermüdungstreckung) ее кривой... Неотягощенные или слабо отягощенные мышцы не достигают большею частью, именно при более значительных интервалах раздражения, даже в конце рядов,

2. *Отдельные раздражения, даже в самой простой и совершенной форме индукционных ударов одного рода, силы и интервала, не могут обнаружить истинного хода утомления.*

Неизбежность этого вывода тоже является очевидной, если приняты предыдущие посылки. Вырезанная мышца представляет определенный запас сократительных сил, и притом максимальный в начале опыта, расходующийся в той или другой последовательности, но непременно, в продолжение его. Если через некоторое время от его начала (или после тетанизации известной продолжительности) появляются на раздражение той же максимальной силы более высокие сокращения, то можно было бы сказать, что теперь мышца представляет *повышенную раздражительность.* Этими словами был бы выражен факт, как мы и должны были делать в начале этой главы, но не было бы нисколько объяснено явление. Оставалось бы все-таки непонятным, почему повышенная раздражительность может усилить эффект максимального раздражения, а усиление самого раздражения то же сделать не в состоянии, оставаясь попрежнему тем же максимальным. Притом же,

---

продолжающихся до истощения, столь высокой степени удлинения их кривых, как значительно отягощенная мышца это делает уже в более ранних сотнях сокращений» (Функе, op. cit., S. 243). Нельзя не заметить, что «пассивное укорочение» во второй половине кривой является немного слишком активным, если оно обладает способностью противиться возрастающим отягощениям. Если бы даже не существовало опытов, доказывающих большую растяжимость утомленной мышцы, то все-таки как-то трудно представить, чтобы мышца при развитии утомления получала способность все более долгое время держать *пассивно* тяжесть приподнятой и при том, чтобы эта способность ее обнаруживалась тем скорее и полнее, чем больше эта тяжесть.

Очевидно, при подобном положении дела нельзя выйти из затруднений проще, как приняв предложенное здесь объяснение, т. е. признав всю нисходящую половину кривой включительно с остаточным сокращением — активной и увеличивающейся в продолжительности со свойствами тетанизированного одиночного сокращения.

Мне кажется, что и вообще вся эта работа Функе может служить подтверждением именно нашего взгляда на дело.

как легко видеть, мы вводим в условия опыта новый фактор — изменяющуюся раздражительность,— который развивается во время опыта, представляет совершенно неизвестный нам ход и в своем развитии и в воздействии на показания одиночных раздражений, который во всяком случае так или иначе, но неизвестным нам путем, должен маскировать ход истинного утомления. Допустив его в сравнительно не далеких стадиях опыта, следует признать его влияние, в той или другой неизвестной степени, и в позднейших.[1]

И тогда высота сокращений и разность высот в последовательном ряду все-таки не будут говорить того, что соответствовало бы истинному ходу утомления.

Как видно, и наши опыты и опыты предыдущих исследова-

---

[1] Опытно на это указывается, повидимому, следующим явлением. Если в очень поздних стадиях работы мышцы прекратить на время ряд повторяющихся друг за другом (через известный интервал) сокращений и потом снова возобновить последние, то иногда случается по возобновлении ряда встретить не бóльшие по высоте сокращения, чем последние перед отдыхом, а, напротив, меньшие. У теплокровных на мышцах, остающихся в условиях кровообращения, это кажется правилом (Россбах и Гартенек, op. cit., S. 8). Последние авторы по этому поводу говорят: «у теплокровных последствия оправления от утомления, следовательно, слабее по сравнению с найденными величинами на лягушке. Мы, напротив, их факт были бы склонны объяснять таким образом. Когда мышца находится в условиях кровообращения, то влияние фактора утомления на высоту одиночных сокращений сравнительно слабо, а между тем тетанизирующее действие остаточного возбуждения, как другой фактор может сказываться сильно (как мы видели по другому факту, взятому у этих авторов). За время перерыва выпадает этот второй фактор, влияющий на высоту; поэтому хотя мышца и отдохнула за это время, но это выгодное влияние вовсе не так велико, чтобы при первых сокращениях после перерыва могло не дать себя знать отсутствие второго фактора, влияющего положительно на высоту сокращений. На вырезанных мышцах лягушки, вероятно, как правило, дает себя знать отдых первой своей стороной, и поэтому так редко замечается то, что упомянуто нами в начале примечания. Но если подобрать соответственным образом продолжительность отдыха, то может быть удастся находить чаще и указанное нами. Вообще у нас имеется в виду в этом направлении целый ряд опытов.

телей вынуждают допустить для явлений продолжительного раздражения существование какого-то фактора, изменчивого с течением времени по значению, который может изменять величину наблюдаемых эффектов независимо от хода утомления и который, стало быть, затемняет этот последний. Стоит взглянуть еще раз хоть, напр., на кривую 25, чтобы убедиться, что с одним обычным понятием об утомлении, идущем ровным шагом, с определенной «разностью утомления» (Ermüdungsdifferenz, по Кронекеру), обойтись нельзя, в особенности по отношению к supramaxim'альным сокращениям после продолжительной работы мышцы в той или другой форме. И нам кажется более сообразным с фактами и более плодотворным представлению о повышенной раздражительности противопоставить представление о тетанизирующем действии остаточного возбуждения на эффект одиночного раздражения. Если с этим последним представлением мы не объясним сразу все-таки всех сложных явлений, хоть, напр., наблюдающихся на только что названной кривой, тем не менее для известной части явлений дается определенная подкладка, для более же простого хода явлений, напр. в опытах раздражения одними индукционными ударами с известным постоянным интервалом, может быть окажется возможным определить специальными опытами размер влияния этого фактора в зависимости от изменений в величине его самого. Пока мы не знаем этого, высота отдельных сокращений, будут ли они supramaxim'альные или submaxim'альные, не дает истинных понятий о ходе утомления: в ход явлений тут вмешивается посторонний фактор, не только неизвестный по величине влияния, но вносящий все изменяющуюся величину влияния, как можем предположить, выяснив теперь ближе его натуру.[1]

[1] Доказательства этому можно найти и в позднейшей работе Кронекера (K r o n e c k e r u. H a l l, Archiv für Anat. u. Physiologie, Physiol. Abt., 1879, S. 11—47). Исследуя явления складывания двух следующих друг за другом сокращений, он и Галль нашли, как и Сьюол (Journ. of Physiology, II, p. 164—190) в чуть раньше появившейся работе, что явле-

Кроме того, в последней главе будут сделаны указания на возможность вмешательства еще одного фактора в наблюдаемый ход утомления, который, как и предыдущий, находится

ния накладывания представляют некоторые уклонения от законов, указанных Гельмгольцем. Нас интересуют следующие результаты их опытов. «Всего замечательнее является уже выше указанный факт, что от верхних точек нисходящей части первой кривой отходящие вторые кривые дают более низкие величины суммирования, чем наложенные ниже...». В позднейших стадиях падающей энергии суммированные сокращения имеют большею частью более высокие максимумы, а на конце (первой) отходящие кривые достигают законосообразной величины или при благоприятных обстоятельствах также, однако, ее превышают» (р. 33). Когда это наблюдается на утомленной мышце, он старается объяснить важностью для такой мышцы продолжительности интервала; а когда получаются большие, чем следует, высоты суммированных сокращений на свежих, он относит это на счет вмешательства инертности регистрирующих приспособлений. Но, очевидно, это объяснение нельзя переносить на такие случаи, когда первая кривая начала падать и, следовательно, дала толчок для механического складывания эффектов со второю, напротив, в невыгодную сторону. Когда дело доходит до совсем непомерно высоких сокращений, получаемых от одиночного раздражения, когда последнее падает на мышцу в контрактуре или же после тетанизации, то Кронекер уже отказывается объяснять их суммированным действием «эластичности». «В основании этих явлений,— говорит он,— лежат несомненно суммирования возбуждений, не повышение раздражительности». Сокращения мышцы, которые иннервируются под влиянием предыдущих возбуждений, фундаментально отличны от одиночных сокращений, которые мышца, при наивысшей способности ее к деятельности, раздражаемая с нерва с наивысшей раздражительностью, способна произвести» (р. 47). Но почему сейчас сказанного автор не находит возможным допустить и при явлениях складывания двух простых сокращений? И откуда берутся «явления суммирования», что с чем и где суммируется, когда получаются необычайно высокие, supramaxim'альные сокращения в последних условиях.

Нам кажется совершенно неизбежным признать, что это не есть явления суммирования (которые не могли бы дать большего, чем сумма их отдельных слагаемых), а явления видоизменения некоторого существующего слабого возбуждения под действием приходящей волны возбуждения, как это происходит у нас в условиях получения тетанизированного одиночного сокращения. То же замечание мы должны были выше сделать и по отношению к выражению Грюнхагена о суммировании возбуждений.

в известной зависимости от интервала раздражения, но действует иначе и, может быть, развивается более параллельно с развитием истинного утомления. Тем не менее и он должен осложнять и маскировать ход утомления.

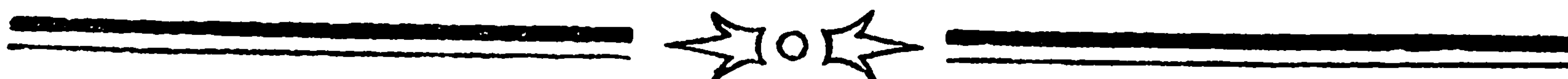
52. Было бы желательно собственно условиться, что понимать под словом «утомление». Считать ли его явлением соответствующим истощению, как это можно было бы принять по выше приведенной (§ 12) цитате из «Handbuch der Physiologie» Германна, или под ним понимать все, что заставляет мышцу отвечать пониженным эффектом на данное раздражение? При этом последнем определении мы должны были бы признать мышцу во время сильно выраженного состояния *Ps.* совершенно утомленной, между тем она на другое тетаническое раздражение и на раздражения одиночные способна тотчас же отвечать очень энергично. Но, с другой стороны, мы видим, что для очень тонкой оценки явлений утомления нельзя полагаться и на пробы отдельными индукционными ударами, так как они могут давать тоже несомненно ложные показания, как, напр., после продолжительного раздражения (на конце кривой 26) более высокие сокращения, чем вначале. Следовательно, и показания их нельзя взять за меру для установления понятия об утомлении и для выяснения его хода.

Имея в виду еще раз возвратиться к этому предмету (глава последняя), мы теперь не будем больше останавливаться на том, что такое «утомление». Мы предпочитали в настоящей главе, где можно, обходить это слово: чаще мы говорили о повышенной и пониженной раздражительности, притом не полагаясь вполне на показания, в частности, каждой из трех применявшихся нами проб. Если все 3 пробы обнаруживали пониженную раздражительность в мышце по прекращении тетанизации, это можно было принять и за выражение утомления. Таким образом, во второй фазе тетанизации силы *Ps.* открывается ясно выраженное утомление, которое представляет при этом колеблющийся ход, что указывает на какие-то глубокие процессы, совершающиеся в мышце по пре-

кращении тетанизации, и что остается совершенно необъяснимым.

Когда же, как в третьей фазе, после тетанизации отдельные сокращения получались большей высоты, чем в начале опыта, а между тем раздражение силы *Op.* давало эффекты меньшие, чем оно то делало на свежем препарате, мы говорили, что первые, маловероятные сами по себе, показания нуждаются в поправке; и теперь мы можем с большою вероятностью указать причину, дающую повод к этой поправке,— это тетанизирующее действие остаточного возбуждения по отношению к отдельному возбуждению. Но и после этой поправки, если принять за меру способности мышцы к деятельности то, что дает раздражение *Op.* в третьей фазе, все-таки следует признать, что хотя мышца обнаруживает теперь уже меньшую, чем вначале, но все же очень высокую деятельность, более высокую, чем во второй фазе, приблизительно такую же, как в первой фазе изменений.

Опыты этой главы констатируют эти явления, но не выясняют их. В произведение их замешано несколько факторов. Один из существенных факторов, определяющих происхождение описанных явлений, будет виден из следующей главы.



ГЛАВА VI

СОСТОЯНИЕ PESSIMUM В ОТНОШЕНИИ К СОХРАНЕНИЮ СОКРАТИТЕЛЬНЫХ СИЛ И К УТОМЛЕНИЮ МЫШЦЫ

53. Мышца во время состояния *Ps*. представляет более или менее полное расслабление, которое в лучшем случае равно «остаточному сокращению» или нулю сокращения (§ 29), между тем как раздражения все продолжают и продолжают на нее действовать, оставаясь без видимого эффекта, хотя сократительные силы ее еще не истощены и могут быть во всякое время в ней обнаружены (§ 12).

Такое явление естественно возбуждает вопрос: каким образом действует состояние *Ps*., отличное и от покоя и от деятельности мышцы, на сохранение ее сократительных сил? Расходуются ли все-таки последние за это время с некоторою быстротою или, напротив, может происходить восстановление их, нечто вроде того, что совершается в мышце покоящейся, отдыхающей?

Если мы обратимся даже за общими только указаниями для решения этого вопроса к литературе, то не найдем ничего положительного. Германн в известном «Руководстве»[1] говорит: «Что касается до интересного вопроса о том, могут ли раздражения, остающиеся без действия, содействовать утомлению, то он остается еще до сих пор неразрешенным».

---

[1] Hermann, Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 119.

В самом деле, в литературе есть данные для этого двух исследователей, но эти данные совершенно расходятся друг с другом.

Кронекер по отношению к максимальным отдельным раздражениям отвечает положительно, т. е., что они утомляют, оставаясь и без эффекта. Такие наблюдения сделаны им на сильно истощенных мышцах.[1]

По Функе, надо принять как раз обратное. Когда он раздражал попеременно, через постоянные интервалы, замыкательными и размыкательными индукционными ударами, оба максимальной силы, то через некоторое время первые становились недеятельными, тогда как вторые продолжали еще действовать. «После исчезания замыкательных сокращений ход явлений утомления от размыкательных становится видимо медленнее»; в некоторых случаях последние получают даже более молодые, ранние формы. Объясняет он это тем, что замыкательные раздражения, становясь недеятельными, не утомляют более мышцы и создают для оставшихся размыкательных раздражений интервал в 2 раза бо́льшей продолжительности.[2]

---

[1] Kronecker. Arbeiten aus d. Physiol. Anstalt zu Leipzig. 1871, Jahrg. VI, S. 216.

Напротив, по отношению к submaxim'альным раздражениям, он признает за ними способность не утомлять, если они не производят значительных эффектов. Любопытно, что, по Тигелю, при submaxim'альных одиночных мышечных сокращениях получается большая величина для «разности от утомления» (Ermüdungsdifferenz), чем при максимальных. (Те же «Arbeiten», 1875, X, S. 1—50). Ясно, что если последняя величина действительно выражает «утомление»,— есть мера «утомления», то submaxim'альные должны более утомлять, чем максимальные. Между тем по предшествующему показанию Кронекера должно принимать совершенно обратное. Факты, конечно, в том и другом случае верны, но чему они служат выражением, то остается совершенно темным, т. е. развитие утомления в мышце. Это служит подтверждением еще раз к сказанному нами выше (§§ 50—52), что самое понятие об утомлении не есть точно установленное и что ход утомления осложняется некоторыми важными побочными влияниями.

[2] Funke, Archiv f. d. ges. Physiologie, VIII, S. 247.

Данных в литературе по отношению к тетаническому раздражению совсем не известно.

Наши опыты дают по отношению к поставленному вопросу определенный, но двухсторонний ответ.

54. С одной стороны, несомненно:

во время состояния Ps. в мышце происходят сильные восстановительные процессы, — она за это время способна оправляться от утомления.

Этот вывод получен сличением сократительных действий мышцы после повторных приемов тетанизации *Ps.* В одних опытах эти сличения производились посредством одиночных раздражений мышцы, в других приложением тетанического раздражения *Op.* одной и той же силы.

Сначала пример к опытам первого рода.

Мы обратим внимание на кривую 27 во второй ее половине. Тут на мышцу действуют через постоянный интервал отдельные раздражения, и действие их прерывается от времени до времени то, с одной стороны, тетанизацией *Ps.* (*e, f, g*), то полным прекращением всякого раздражения (*m, n*). И мы видим, что после полного покоя мышцы, т. е. полного отдыха, она начинает отвечать на возобновившееся раздражение отдельными индукционными ударами ничуть не лучше, напротив, даже слабее, чем в том случае, когда, вместо такого полного отдыха, мы тетанизируем ее и приводим таким образом в состояние *Ps.* Это особенно ясно из сличения одиночных сокращений после *n* (покой мышцы) и *g* (тетанизация *Ps.*).

Более сильные эффекты одиночных раздражений после пребывания в состоянии *Ps.*, чем после отдыха, могут иметь причину, как мы видели в дополнении к предыдущей главе, в побочных условиях опыта (тетанизированные одиночные сокращения). Но мы и не кладем здесь никакого веса на бо́льшую высоту сокращений в одном случае, чем в другом. Для нас более важно то, что после тетанизации *Ps.* одиночные сокращения становятся, как видно на кривой, чуть не вдвое выше, чем они были перед тетанизацией *Ps.*, а такой

громадной разницы нельзя уже объяснить одним влиянием на них тетанизирующего действия остаточного возбуждения. Такого громадного влияния не оказывает это последнее никогда, как нам известно по опытам на вырезанной мышце, даже если для него даны самые благоприятные условия. Следовательно, большую высоту эффектов от одиночных раздражений после тетанизации *Ps.* необходимо отнести в известной части к тому, что за время состояния *Ps.* в мышце совершается в *некоторой* степени восстановление ее сократительных сил.

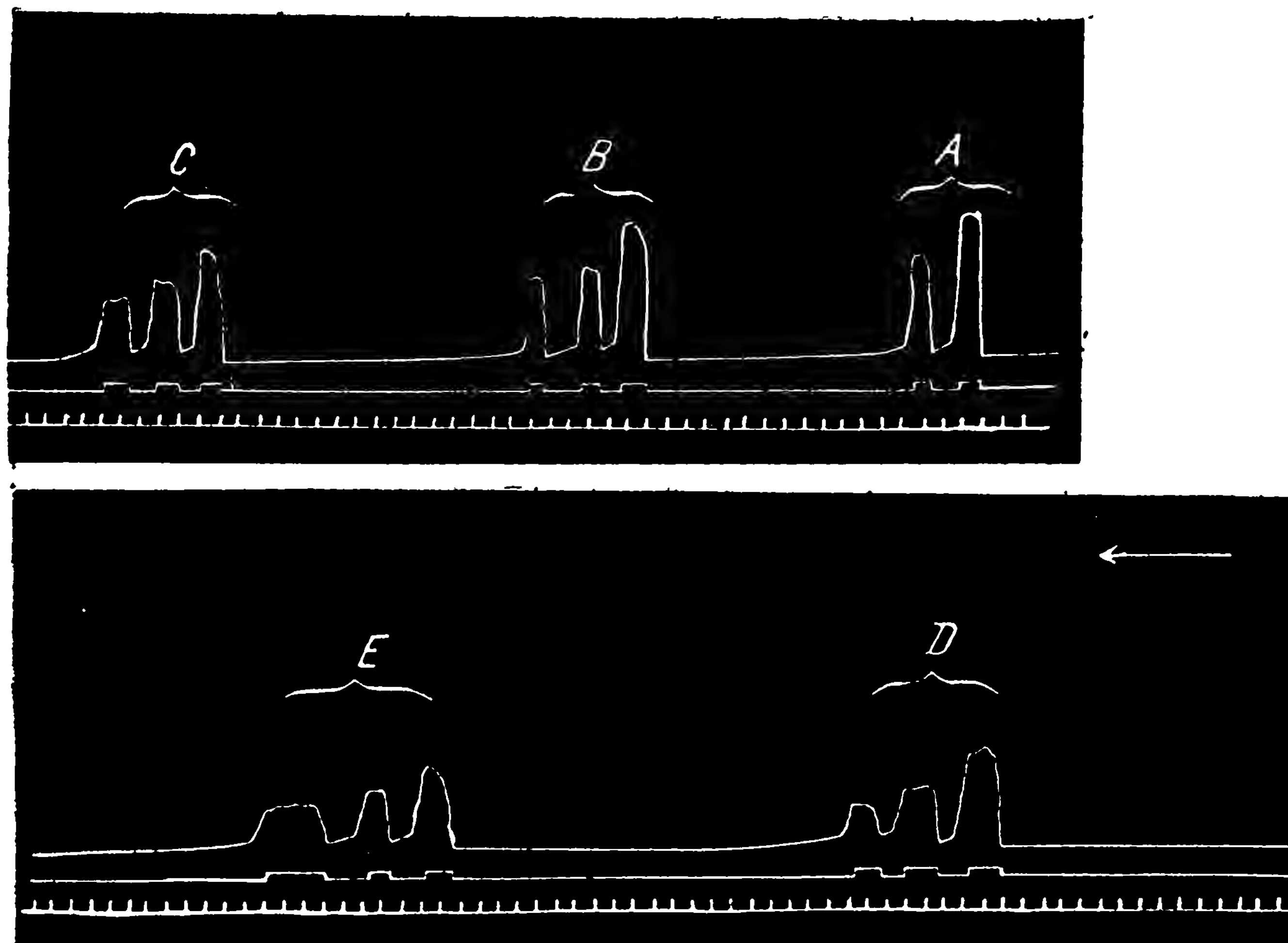
От того осложнения, с которым связаны показания одиночных сокращений, свободен другой способ — выражение сократительных сил мышцы через тетанизацию *Op.*

И в самом деле, сменяя от времени до времени раздражение *Ps.* на раздражение *Op.*, можно получить несомненное убеждение в выставленном выше положении.

Кривую 39 мы начинаем рассматривать, когда тетанус под действием раздражения *Ps.* упал до ничтожной высоты. Во времена, падающие под *A*, *B*, *C* и *D*, производится каждый раз 2—3 смены тетанизации *Ps.* на раздражение *Op.* Мы видим, что в каждой серии (*A*—*D*) таких смен вторая и третья смены представляют последовательно тетанические поднятия меньшей высоты, чем первая смена данной серии. Это указывает на некоторое утомление, остающееся от каждой тетанизации *Op.* и понижающее, таким образом, эффекты следующей смены в той же серии. Но, очевидно, это утомление, за более или менее длинный промежуток времени до новой серии смен успевает и под действием тетанизации *Ps.* в известной степени стушеваться восстановительными процессами, так как первое тетаническое поднятие следующей серии всегда оказывается гораздо выше, чем последнее в предыдущей серии. Иначе, кажется, объяснить этого факта невозможно.

55. Итак, существование восстановительных процессов в мышце во время состояния *Ps.* можно считать несомнен-

ным. Но можно ли считать это состояние совершенно эквивалентным с этой стороны отдыху? Можно ли мышцу неопределенно долго поддерживать в этом состоянии и потом все-таки получить значительные действия, сменив раздражение на *Op.*?



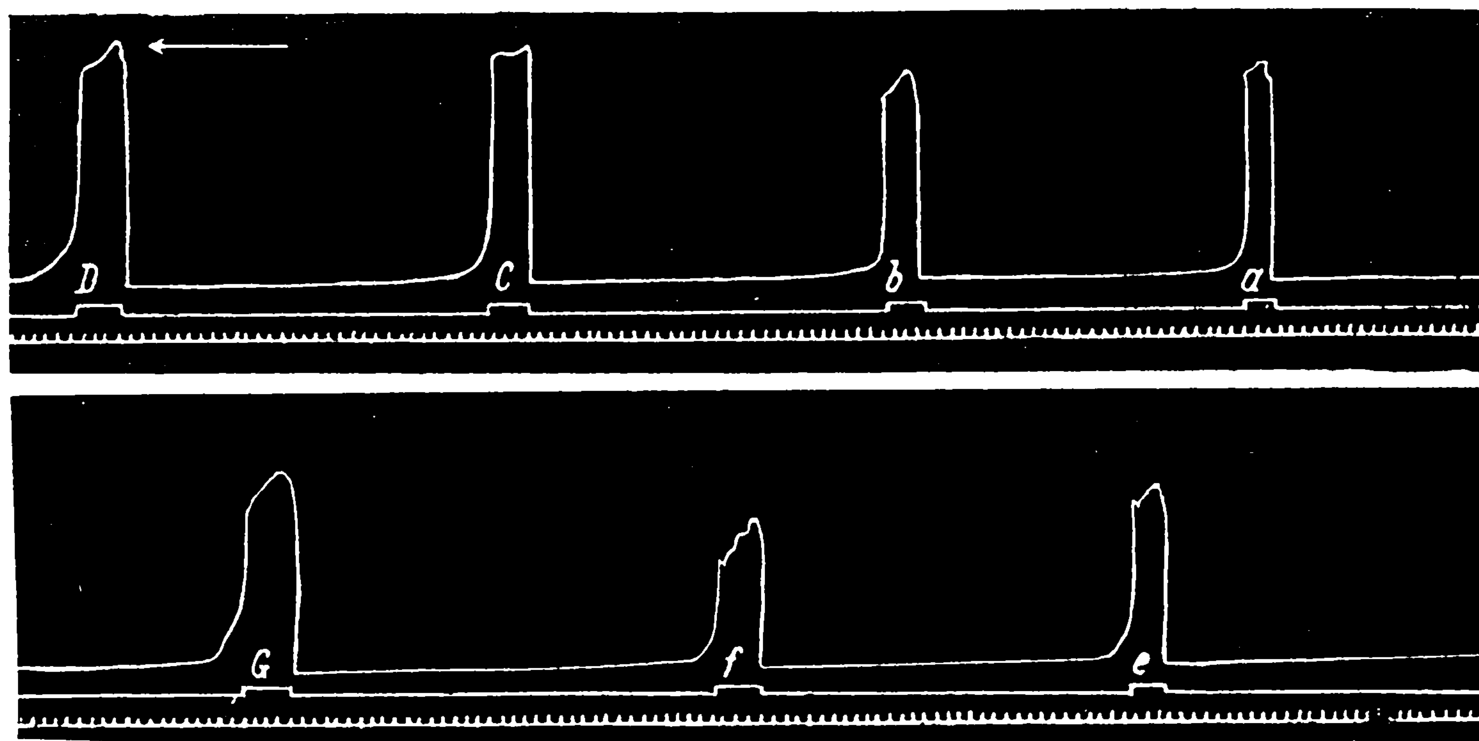
Кривая 39. Смена раздражения *Ps.* на *Op.* через включение жидкого реостата во вторичной цепи (возвышенности 2-й линии). *MT* без реостата равен 45 см; *MT* с реостатом — 31 см. Вторичная спираль во время опыта стоит на 28 см.

По отношению к этим вопросам только что приведенный пример ничего не может говорить. Правда, на кривой (39) мы замечаем, что от одной серии к другой (*A*—*D*) мышечные действия становятся все слабее. Но относить ли это к неполноте восстановительных процессов в мышце во время состояния *Ps.* — это другой вопрос. Мы имеем тут дело с вырезанной мышцей; следовательно, полноты восстановления ее действий нельзя ожидать даже и в том случае, если ей предоставляется полный покой. К тому же это явление средней

убыли высот сокращения может происходить от недостаточной продолжительности пауз между этими сериями.

Стало быть для решения вопросов, поставленных в начале этого параграфа, нужны специальные опыты.

Такие специальные опыты дают на эти вопросы отрицательный ответ.



Кривая 40. Смена раздражения производится через включение жидкого реостата во вторичную цепь (поднятие 2-й линии). Без реостата *MT* равен 42 см; с реостатом *MT* — 30,5 см. Во время опыта вторичная спираль на 27 см.

Как бы совершенно ни было выражено состояние Ps., хотя бы оно по внешнему эффекту было равнозначуще прекращению раздражения, однако с ним связано некоторое понижение способности мышцы к последующей деятельности, — некоторое утомление.

Значит, в отношении к оправлению мышцы от утомления состояние *Ps.* не совершенно равнозначуще с полным отдыхом.

Это другая, оборотная сторона состояния *Ps.* Она видна из следующего примера.

На кривой 40 мы застаем мышцу, через 1 мин. 50 сек. от начала тетанизации силы *Ps.*, на степени укорочения, не превосходящей «остаточное сокращение», которое потом и наблю-

дается в действительности дальше на кривой по прекращении всякого раздражения. Через некоторые промежутки времени мышца эта подвергается раздражению *Op.* одной и той же силы и записывает соответствующие тетанические поднятия *a—G,* но между последними в условиях происхождения та разница, что тетанусы, обозначенные малыми латинскими буквами (*a, b, e, f*), получены после промежутков, наполненных тетанизаций *Ps.,* между тем как тетанусы, отмеченные большими латинскими литерами (*C, D, G*), даны тем же раздражением *Op.* после пауз, соответствующих полному прекращению раздражения.

Последние тетанические поднятия (после отдыха), легко видеть, являются несколько более высокими, чем первые, добытые после пребывания мышцы в состоянии *Ps.* Но разница вовсе уже не так велика. Так, напр., среднее отношение[1] между *b, e,* с одной стороны, и *C, D,* с другой, равно 17 : 21.

Нетрудно усмотреть из кривой, что интервалы (31—41 сек.) между тетанусами *Op.* (*a—G*) не могут играть в этой разнице никакой роли, так как в сравниваемых случаях они или равны, или разница колеблется в ту и другую сторону. Но на что при этом следует обратить особое внимание, это на то, что и в интервалах, свободных от всякого раздражения, и в интервалах, наполненных тетанизацией *Ps.,* мышца не представляет сколько-нибудь заметной разницы в длине. Следовательно, относить констатированную сейчас разницу между двумя группами тетанусов на счет того, что мышца во время состояния *Ps.* производит хоть некоторые сократительные действия, а во время отдыха нет, не представляется повода.

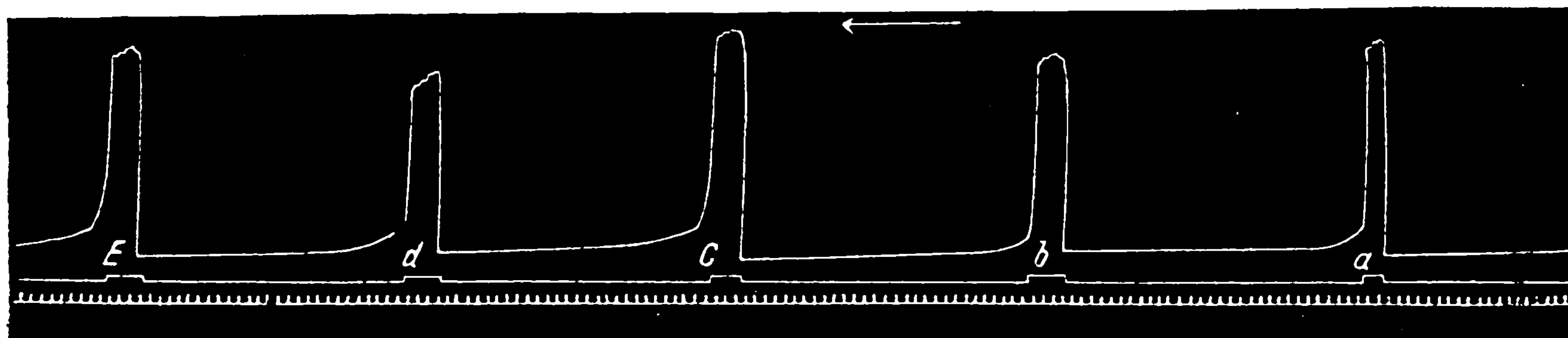
Некоторые доводы в пользу этого заключения дает еще следующее.

На кривой 41 в промежутках *a* и *b, C* и *d* действует тетанизация *Ps.,* а в промежутках *b* и *C, d* и *E* мышца совсем не

[1] Высоты тетанусов отсчитывались от их подножных точек, а не от абсциссы.

раздражается. И хотя в первых случаях миографическая линия держится выше, чем в двух сравниваемых вторых, однако, несмотря на это, здесь среднее отношение между тетанусами *Op.*, с одной стороны, после тетанизации *Ps.* (*a, b, d*) и, с другой стороны, после отдыха мышцы (*C, E*) оказывается еще меньше, чем в предыдущем примере, именно 42 : 47.

Напротив, замечательно, что в более поздних стадиях опыта, когда, следовательно, более шансов на то, чтобы мио-



Кривая 41. Условия опыта те же, что для кривой 40.

графическая кривая держалась около абсциссы во время раздражения *Ps.*, отношения получаются гораздо менее благоприятными. Иногда эти отношения доходят до 1 : 2. Опыты производили такое впечатление, что мышца переносит состояние *Ps.* в позднейших стадиях истощения *с большим ущербом,* чем в более ранних.[1]

[1] Таким образом, после тетанизации *Ps.* никогда не должно получаться бо́льшего эффекта на мышце, чем после отдыха соответственной продолжительности Если с отдельными раздражениями выходит иногда обратное (крив. 27, ср. *m* и *e*, *n* и *g*), то причина этого, как нам известно (глава V, дополн.), лежит в посторонних условиях. И так как анормальное отношение в последнем примере получается на мышце уже значительно истощенной, где одиночные сокращения представляют ничтожную высоту, то это служит только доказательством тому, что развито нами на основании других данных в § 51, именно: действие остаточного возбуждения должно сказываться тетанизированными одиночными сокращениями не только в первых стадиях, когда получаются supramaxim'альные сокращения, но и в позднейших стадиях, на мышце, способной уже лишь

В изложенных сейчас фактах заключается в известной степени ответ и на второй вопрос, поставленный в начале этого параграфа. В самом деле, нельзя неопределенно долго поддерживать состояние *Ps.* и сохранить, таким образом, всю способность мышцы к деятельности. После очень долгой *непрерывной* тетанизации *Ps.* мышца отвечает все слабее и слабее на раздражение *Op.;* самый *Op.* все перемещается несколько вниз по шкале раздражения (см. также § 28). Однако через 10, через 15 мин. раздражения *Ps.* можно еще на некоторое раздражение *Op.* получить на зимних лягушках заметные действия мышцы.

56. Предыдущее показывает, что с раздражением *Ps.* связано некоторое утомление совершенно независимо от внешней или внутренней работы мышцы за это время.

Этот вывод получает еще подтверждение в факте другого рода, который заслуживает сам внимания в интересах объяснения некоторых явлений смены силы раздражения во время тетанизации.

Факт этот заключается в следующем:

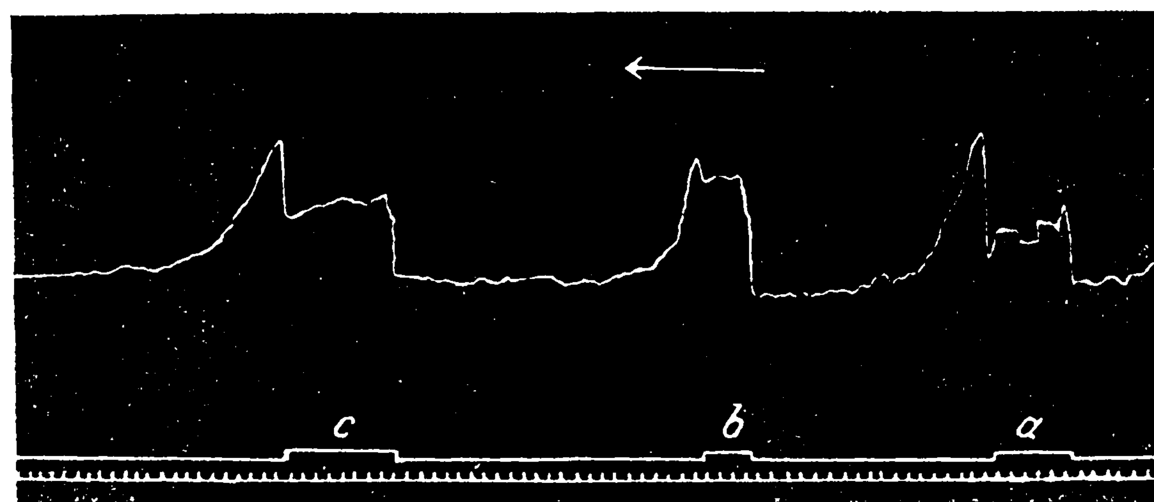
Во время раздражения Op. или suboptimum, хотя мышца производит тогда значительную сократительную работу, она получает за это время в известной степени способность снова реагировать сокращениями и на раздражение Ps., на которое до этого она уже не реагировала или реагировала слабо.

Т. е., другими словами: производя тетанические сокращения под действием раздражения *Op.* или suboptimum, мышца тем не менее отдыхает в некотором смысле и получает способность снова реагировать сокращениями на раздражение *Ps.*

Это видно на следующем примере.

к слабым действиям. Этим же обстоятельством в связи с другим, что мышца во время состояния *Ps* восстанавливает свои сократительные силы, объясняется парадоксальный факт предыдущей главы, что в позднейших стадиях тетанизации *Ps* (третья фаза) раздражительность мышцы, по прекращении ее, оказывалась вообще повышенной.

В начале кривой [42] мышца уже значительно расслаблена под действием раздражения *Ps*. После каждой смены на раздражение suboptimum (*a, b, c*) она получает на некоторое время способность отвечать снова тетанусом большой высоты и на раздражение силы *Ps.*, пока последнее не доведет ее снова приблизительно до той же степени расслабления.



Кривая 42. Поднятие 2-й линии соответствует смене силы раздражения *Ps* на suboptimum через введение жидкого реостата. Обыкновенная скорость вращения цилиндра. Можно заметить на кривой, что прерыватель действует не вполне чисто.

Так же объясняется на кривой 31 значительный первое время тетанус от раздражения силы *Ps.*, когда оно заступило раздражение *Op.* при *c.*

В случаях нового вступления в действие раздражения *Ps.* после *Op.* (а не suboptimum, как в приведенном примере), понятно, тетаническая кривая подняться больше того, чем она была до этого (т. е. при *Op.*), не может, но восстановительное по отношению к нему (раздражению силы *Ps.*) значение предшествовавшего времени выражается в том, что когда уже раздражение *Op.* и заменено на *Ps.*, то последнее теперь не сразу расслабляет мышцу до той степени, на которой оно держало ее до перемежения его на *Op.* (см. следующие за *c* смены раздражения на кривой 31. См. также кривые 28 и 29).

Этих фактов, как и фактов предыдущего параграфа, нельзя

понимать иначе, нам кажется, как в том смысле, что с раздражением силы *Ps.* связана способность утомлять мышцу частью *независимо от сократительных действий ее* — особая форма утомления мышцы при действии на нее возбуждений, идущих к ней по нерву, выражающихся или не выражающихся внешними признаками возбуждения. Предварительно мы не можем обозначить другим образом эту форму утомления, как *утомление через скрытое раздражение,* имея в виду дать ниже более подробное разъяснение этого выражения. Можно думать, что эта форма утомления совершенно отлична от той, которая связана непосредственно с сократительными действиями мышцы (внешняя и внутренняя работа).

Первая форма утомления присуща в высокой степени раздражению силы *Ps.* и, вероятно, лишь в слабой степени раздражению *Op.* От нее может отдыхать мышца во время перемежения его на раздражение *Op.* Ею надо объяснять также то явление, что и на свежей мышце тетанус падает гораздо быстрее под действием силы раздражения *Ps.,* чем под раздражением *Op.* (§ 26).

Вторая форма утомления мышцы, *утомление через сокращение,* присуща, конечно, той и другой форме раздражения, насколько последние ведут к сократительным действиям мышцы. От этой формы утомления мышца отдыхает во время состояния *Ps.,* как было видно из § 54.

Для этой второй формы утомления принято предполагать некоторую определенную подкладку в изменениях химического состава работающей мышцы (израсходование химических соединений, освобождающих живые силы, накопление продуктов распада). По отношению к утомлению первого рода никаких таких готовых представлений не имеется. Однако нам кажется возможным наметить впоследствии несколько определеннее те условия, которые ведут к утомлению этого рода, и даже сделать указания на некоторые внутренние процессы, стоящие, повидимому, в связи с этим. Во всяком случае различать эти две формы утомления кажется нам совершенно

необходимым, ввиду указанных фактов. Они должны итти не параллельно одна с другою, хотя могут в известной степени вмешиваться одна в другую и осложнять действия друг друга.

Но в одном случае первая форма утомления является, так сказать, в чистом виде: это во время состояния *Ps.* Ведь несомненно из предыдущего, что с этим состоянием связано некоторое утомление, и притом утомление, независимое от сократительных действий мышцы. Между тем это утомление производится тетаническим раздражением тем же самым, которое действует на мышцу в отношении утомления совсем иначе, пока оно еще вызывает в мышце сократительные действия, пока оно еще утомляет по тому и другому типу. Насколько оно перестает утомлять по второму типу, оно, то же самое раздражение, дает при продолжающемся его действии условия к восстановлению сократительной деятельности мышцы (§ 54).

Кажется, трудно не согласиться с такою постановкою вопроса и считать призрачною разницу между указанными нами двумя формами утомления.

Теоретическая сторона этого вопроса представляет большой интерес. Над этим нам придется остановиться в главе последней.

Теперь же нам следует рассмотреть прежде всего каким образом рассмотренные свойства состояния *Ps.* по отношению к утомлению могли бы отражаться на записываемых нами кривых.

57. Так как состояние *Ps.* действует двояким образом, и восстановительно, и утомляюще на последующую деятельность мышцы, то оно может и той, и другой стороной определять ход явлений смены раздражения.[1]

---

[1] Не мешает оговориться, что здесь разумеется уже ясно выраженное состояние *Ps.*, а не те фазы действия «раздражения силы *Ps.*», когда последнее не привело еще мышцы в расслабленное состояние. Эти действия его разбирались в предыдущей (V) главе и в данном случае нас не интересуют.

Второй стороной действия состояния *Ps.* объясняется, почему при *последовательных* усилениях и ослаблениях раздражения (кривые 3, 4, 6), для отыскания пунктов *Op.* и *Ps.* на шкале индукционного аппарата, всегда у нас получались более интенсивные сокращения от индукционных токов силы *Op.* в фазе последовательного усиления, т. е. когда раздражение нарастало от силы токов, лежащей около порога раздражения, чем в фазе последовательного ослабления, т. е. когда оно переходило к *Op.* через понижение токов силы *Ps.*, хотя видимые эффекты сокращения могли быть в том и другом случае (и выше и ниже *Op.*) одинаковы.

Однако первая сторона (т. е. восстановительные процессы) настолько преобладает при состоянии *Ps.* над второю — пока мышца не истощена сильно, что она в известных условиях может совершенно заслонять эту последнюю. Так, в представленных нами как типичных явлениях *быстрой* смены раздражения *Ps.* на *Op.* (вторая половина кривой 1, кривая 9) нам вовсе не бросается в глаза, что тетанус *Op.* от одной смены к другой теряет в высоте.

Такие явления возможны лишь при условии, что за промежуток времени от одной смены на *Op.* до другой сократительная деятельность мышцы не изменяется значительно под действием раздражения *Ps.* Если же при этом тетанус *Op.* к концу данной смены (кривая 1) обнаруживает наклонность к падению, между тем влияние последнего (т. е. падения) не сказывается на убыли в высоте последующего тетануса *Op.*, то, очевидно, это возможно лишь при условии, что за промежуточное время в мышце совершились восстановительные процессы, покрывшие получившийся перед этим дефицит.

58. Из вышеизложенного можно было видеть, что, действуя на мышцу (даже выпрепарованную) тетанизацией силы *Ps.* и приведя ее через некоторое время в соответственное этому состояние, мы располагаем средством сохранить в ней неистощенным запас сократительных сил гораздо более продолжительно, чем в том случае, если бы мы поддерживали

непрерывно раздражения, сопровождаемые сильными сократительными эффектами, т. е. утомляющие мышцу одновременно по тому и другому типу.

В последнем случае мышца, очевидно, должна *истощиться* скорее. Это верно не только по отношению к раздражению силы *Ps.,* когда оно еще сопровождается сократительными действиями и как оно изучалось между прочим в предыдущей главе, но верно также и по отношению к тетанизации *Op.,* хотя с последней формой раздражения первая форма утомления связана, повидимому, очень слабо.

Так, когда на кривой 13, начиная от *С,* мы поддерживаем долгое время мышечные сокращения на значительной высоте тем, что последовательно, понемногу ослабляется раздражение (с 10 единиц на 9, с 9 на 8, с 8 на 7), то этот факт говорит нам, что деятельные раздражения (*Op.*) постепенно истощают мышцу, и потому требуется, соответственно понижению ее сократительных сил, брать как *Op.* раздражения более и более слабые,— конечно, в известных пределах.[1]

Стало быть, и раздражение *Op.,*— в чем, конечно, нельзя и сомневаться,— утомляет мышцу. Но оно это делает иначе, чем раздражение силы *Ps.* И если мы в обыкновенных опытах смены раздражения ясно этого не замечаем, если разница между раздражением *Op.* и раздражением *Ps.,* приведшим мышцу к расслаблению, оказывается *стойкой,* как мы много раз имели возможность убедиться при смене раздражения *Ps.* на раздражение *Op.,* то нам теперь становится понятна и причина этой стойкости: это возможно лишь потому, что в типичной форме (вторая половина кривой 1) раздражение *Ps.* держит мышцу более или менее полно расслабленной и действует в отношении затраты мышечных сил аналогично в известной

[1] Как бы ни была сильно истощена мышца, никогда ее *Op.* не совпадает с *МТ,* но он всегда держится и под конец мышечной деятельности около той наименьшей силы индукционных токов, которые в состоянии довести свежую мышцу, хотя бы через значительное время, до значительного тетануса, см. § 24.

степени с отдыхом, так что когда оно *изредка* и *ненадолго* сменяется на успешно действующее раздражение (*Op.*), то последнее каждый раз находит мышцу *приблизительно* с прежним запасом сократительных сил, т. е. как и в предыдущих таких сменах раздражения *Ps.* на *Op.*

Как со своей стороны тетанизация *Op.,* после временного перемежения на нее раздражения *Ps.,* отразится на последующих эффектах этого последнего, это будет зависеть, с одной стороны, от ее продолжительности, а с другой,— оттого, насколько вообще уже утомлена мышца. Если она еще утомлена не очень сильно, и смена на *Op.* имела подходящую продолжительность, то при переходе опять к *Ps.* раздражение это может дать первое время сократительные эффекты, о каком случае и говорилось выше в § 56. Если же мышца утомлена очень сильно, а раздражение *Op.* напрягло уже само в сильной степени сократительные силы мышцы, то восстановительного влияния от него на последующие ему действия раздражения силы *Ps.* мы можем совсем не заметить (поэтому-то мы и предпочли в приведенном примере, кривой 42, чтобы показать в резкой форме явление, брать не *Op.,* а suboptimum тетанизации). Восстановительное влияние может быть настолько кратковременно, летуче, что при обыкновенной скорости вращения цилиндра оно совсем ускользает, а замечается лишь дальнейший обратный эффект: после тетанизации *Op.* замена на тетанизацию *Ps.* представляет миографическую кривую под влиянием последнего раздражения еще более упавшей, чем это было до перемежения на *Op.* В таких случаях замечаются только следствия от утомляющего влияния тетанизации *Op.* по второму типу (утомление через сокращение), между тем то обстоятельство, что с этой тетанизацией связано более слабое утомление по первому типу (утомление через скрытое раздражение) и вместе с тем относительный отдых в этом отношении,— это не замечается.

Так, на кривой 31 после смен *c, d* видны на последующих им действиях раздражения *Ps.* влияния, описанные в § 56.

Между тем во второй половине замечается как раз обратное. Тут тетаническая кривая обнаруживает наклонность к постепенному поднятию и под действием раздражения *Ps.* (явление третичного поднятия, § 26), которому, может быть, благоприятствует недостаточная правильность действий прерывателя. Но каждый раз, как теперь производится смена на *Op.,* после каждого тетануса *Op.,* кривая от тетанизации силы *Ps.* оказывается упавшей в известной степени, и последнее раздражение должно снова начинать работу восхождения своей тетанической кривой (для третичного поднятия).

То же замечаем и на других, кривых, напр. хоть 1, при сменах раздражения *Ps.* на *Op.* Пока тетанус под влиянием первой силы раздражения не упал совсем, но когда уже миновала и стадия вторичного поднятия от него, в этих условиях временная замена этого раздражения через *Op.* содействует более быстрому и резкому расслаблению мышцы под действием самого раздражения *Ps.*

Таких фактов мы не в состоянии понимать иначе, как в том смысле, что утомление, связанное с сократительными действиями мышцы за время тетанизации *Op.,* благоприятствует развитию состояния *Ps.* под влиянием соответственной для этого силы раздражающих токов, и оно далеко не покрывается относительным отдыхом в другом отношении.

Таким образом, временная замена раздражения *Op.* обыкновенно только содействует более скорому и полному развитию состояния *Ps.* С другой стороны, хорошо развитое состояние *Ps.,* насколько оно не затрачивает сократительных сил мышцы и насколько оно допускает существование восстановительных процессов, оно само благоприятствует обратно интенсивности эффектов от тетанизации *Op.*

Вследствие этого, при типичных явлениях смены *Ps.* на *Op.,* и обратно, все соединяется для того, чтобы усилить противоположность эффектов от раздражения той и другой силы. Чтобы получилось состояние *Ps.,* для этого требуется, кроме известной силы раздражающих токов, известная степень уто-

мления мышцы, которая и достигается временным напряжением мышечных сил во время смены на тетанизацию *Op.* Чтобы раздражение *Op.* могло давать значительной высоты тетанические сокращения, для этого утомление мышцы не должно заходить за известные пределы,— это и обеспечивается тем, что за время продолжения состояния *Ps.* сократительные силы мышцы мало расходуются, и расход с избытком покрывается восстановительными процессами мышцы.

Итак, открывается возможность рассматривать типичные явления смены раздражения *Ps.* на *Op.,* и обратно (вторая половина кривой 1), как явления известной стадии утомления мышцы.

С этой точки зрения и вся предшествующая тетанизация мышцы силой раздражения *Ps.* (от начала кривой 1 до *C*) есть не что иное, как *подготовительная процедура этой стадии утомления,* — той почвы, на которой может развиться и обнаружиться противоположность эффектов между действиями *Ps.* и *Op.* раздражения.

59. Но нельзя ли в свою очередь рассматривать и своеобразный ход кривой тетанического сокращения под действием раздражения силы *Ps.* на свежий препарат во время этой подготовительной процедуры (кривая 1 от начала до *C*) как сложное, колеблющееся выражение утомления мышцы?

Судя по последействиям от тетанизации, как мы видели в предыдущей главе, раздражение силы *Ps.,* за исключением первых моментов своего действия и пока оно не низвело мышечные сокращения на ничтожную высоту,— оставляет сильно пониженную раздражительность и все признаки полного утомления мышцы. Поэтому можно сделать предположение такого рода. Когда мы прикладываем к свежей мышце с нерва раздражение силы *Ps.,* оно очень быстро и сильно, и притом двояко, утомляет мышцу; это утомление выражается первичным падением тетануса; но за время этого падения, как и за время состояния *Ps.,* мышца успевает в некоторой степени

оправиться, и это оправление ее находит выражение во вторичном поднятии тетанической кривой; в свою очередь это вторичное поднятие, как и первичное, но обыкновенно несколько медленнее, соответственно своей меньшей высоте (меньшей степени *утомления через сокращение*), ведет к вторичному падению; последнее, как и первичное, допуская возможность оправления мышцы от утомления, через более или менее долгое время, с большей или меньшей скоростью и интенсивностью, дает обнаружиться восстанавливающимся постепенно сократительным силам мышцы третичным поднятием кривой. И если бы мы не вмешивались обыкновенно в это время со сменами раздражения *Ps.* на *Op.*, то, может быть, это третичное поднятие наблюдалось бы чаще, чем то констатировано нами (§ 26). Да если бы третичное поднятие и не наблюдалось в некоторых случаях, то можно было бы это объяснить тем, что мышца тогда уже довольно истощена, что процессы оправления от утомления совершаются тогда уже не настолько значительно и быстро, чтобы они могли сказаться заметными сокращениями при действии раздражения той же силы; на раздражение же другой силы (*Op.*), более способное вызвать к деятельности мышцу и с данною степенью утомления, они могут быть обнаружены сократительными реакциями мышцы.

В самом деле, такое предположение гармонирует со всеми до сих пор известными нам фактами. Оно не опровергается и последующими. Дальнейшее изложение имеет в виду сделать лишь некоторые дополнения и разъяснения относительно внутренних процессов, сопровождающих эти колебания в ходе кривой тетануса под действием сильного раздражения (силы *Ps.*).

Как видно, настоящая глава дает нам указания, которые помогают в значительной степени ориентироваться в этих сложных и запутанных явлениях.

Однако основной факт, почему раздражение более сильное (*Ps.*) оказывается менее способным вызвать к деятель-

ности мышцу с известною степенью утомления, чем раздражение более слабое, — этот факт остается совершенно неразъясненным. Остается также неразъясненным, почему раздражению первой силы (*Ps.*) присуща способность утомлять мышцу и помимо вызова к деятельности ее сократительных сил (утомление через скрытое раздражение).

Обсуждение этих вопросов будет предпринято в дальнейшем изложении.



ГЛАВА VII

СОСТОЯНИЕ PESSIMUM В ОТНОШЕНИИ К РАЗДРАЖИТЕЛЬНОСТИ МЫШЦЫ

60. В предыдущей главе было рассмотрено состояние *Ps.* в отношении к сохранению сократительных сил и утомлению мышцы. Теперь следует перейти к вопросу о том, в каком отношении находится это особое состояние мышцы, отличное и от покоя и от деятельности, к другому основному ее свойству — к раздражительности.

Этот вопрос приобретает для нас теперь особенный интерес, когда мы знаем из предыдущей главы, что мышца под действием раздражения *Ps.* не только имеет известный запас сократительных сил, но, кроме того, она за это время в известной степени и форме оправляется от утомления: а между тем на раздражение *Ps.*, вызывающее в ней это состояние, она не реагирует никакими сокращениями. Но сохраняет ли она в этом состоянии способность отвечать на другую форму раздражения, или эта способность ее во всех отношениях парализована, пока длится это состояние?

Как пробное раздражение можно заставить действовать на нее в это время всякое раздражение, которое способно вызывать ее к деятельности, как только состояние *Ps.* прекратилось. Так, раздражение *Op.* тотчас же вызывает мышечные сокращения по прекращении раздражения *Ps.* Но как оно будет действовать на мышцу, если приложить его одно-

временно с раздражением *Ps.*? Тот же вопрос может быть поставлен по отношению к отдельным индукционным ударам как пробе на раздражительность. Наконец, когда на мышцу действует с нерва раздражение *Ps.* и производит в ней состояние *Ps.*, можно употребить как пробу раздражительности, за то же время, другое раздражение *Ps.* Это может казаться странным, но дело объясняется просто. Раздражение *Ps.*, если его хоть летучим образом прекратить, производит первое время по приложении его вновь некоторые сокращения, более или менее приближающиеся к одиночному сокращению (§§ 25 и 42, кривые 15 и 30, последние пробы перерыва тетанизации *Ps.*). Значит, если в то время, как на мышцу действует непрерывно одно раздражение *Ps.*, заставить на нее периодически действовать еще другое раздражение *Ps.*, то прикладывая его, то прекращая, тогда, очевидно, это второе раздражение, хотя оно тоже *Ps.*, может служить пробой раздражительности. Этот третий прием исследования мог бы казаться совершенно излишним при существовании двух первых. Но это далеко не так. Он, служа мерой раздражительности, дает при этом средство направлять на мышцу одновременно с первым раздражением *Ps.* еще другое тетаническое раздражение *всякой* силы и, между прочим, силы *Ps.* А с некоторых точек зрения очень важно это обстоятельство — исследовать состояние раздражительности мышцы во время раздражения *Ps.* с помощью другого тоже раздражения *Ps.*

Для всех таких опытов необходимо действовать на мышцу одновременно двумя формами раздражения: с одной стороны, раздражением *Ps.*, с другой,— каким-либо из трех пробным раздражением. Мы знаем (§§ 37, 39), что для хода явлений безразлично, прикладывается ли данная форма раздражения к нерву или к мышце прямо, если мышца не кураризована.[1]

---

[1] Почему мы уклоняемся пока производить подобные опыты на кураризованных мышцах, можно видеть из §§ 12 и 36.

А для данных опытов мышца не должна быть кураризована; следовательно, и пробное раздражение, как его ни прикладывать, будет все-таки действовать через нервные элементы. Поэтому в опытах одно раздражение действовало на мышцу с нервного ствола, и обыкновенно в верхней части последнего, тогда как другое приводилось к мышце таким образом, что один электрод помещался на нижнем сухожилии мышцы, а другой на кости, которая служила для укрепления препарата в миографе. Но иногда и второе раздражение прикладывалось к нервному стволу. Тогда между двумя парами электродов, как и всегда во время этих исследований, бралось возможно большее расстояние (20—30 мм), каждая же пара между своими двумя электродами представляла небольшое расстояние (4—5 мм). При этой второй комбинации распределения раздражающих электродов было произведено менее опытов, чем при первой; результаты при этом получились существенно те же, что и для первого случая. Это в известной степени вполне понятно, так как раздражение, приложенное к некураризованной мышце, если оно не очень сильно, действует тоже через нервные элементы.

Рядом с опытами, в которых сильное раздражение (*Ps.*) прикладывалось к нерву, а пробное к мышце, ставились опыты обратного рода, т. е. раздражение *Ps.* действовало на мышцу, а раздражение пробное — на нервный ствол. Общий результат для той и другой постановки опыта был *совершенно одинаков.* При последней постановке он получался даже легче и более выразительно. Что это так и должно быть, выяснится из главы X.

Все 3 формы пробного раздражения давали под действием на мышцу тетанизации *Ps.* или сильно пониженные или совершенно подавленные эффекты. Насколько из предыдущего (глава IV) и последующего (главы IX и X) для нас убедительно относить причину наблюдаемых нулевых эффектов к самой мышце и лишь посредственно и косвенно ставить в зависимость от процессов, совершающихся в нерве, на-

столько эти опыты дают нам право рассматривать эти за время тетанизации *Ps.* нулевые или сильно пониженные эффекты от пробных раздражений как доказательство следующего положения:

Во время пребывания мышцы в состоянии Ps. раздражительность ее сильно подавлена.

61. Чтобы сразу представить опыт, который это доказывает в наиболее убедительной и общей форме, мы обратимся сначала к кривой 43, где пробным раздражением служит раздражение *Op.*

Из этой кривой оказывается, что если раздражение силы *Op.* приложить одновременно с раздражением силы *Ps.,* то пока действует последнее, дело имеет такой вид, *как будто первого раздражения не существует.* Но как только прекращается раздражение *Ps.,* то первое сейчас же дает знать себя, как это оно делает, когда оно приложено не непрерывно, как теперь, а является только на смену раздражения *Ps.* Очевидно, такое явление возможно лишь при условии, что во время действия *Ps.* эффекты от *Op.* парализованы.

Кривая 43 представляет такой опыт в его последовательном развитии, что имеет особый интерес, указывая сразу место этого явления и его отношение к известным уже нам фактам.

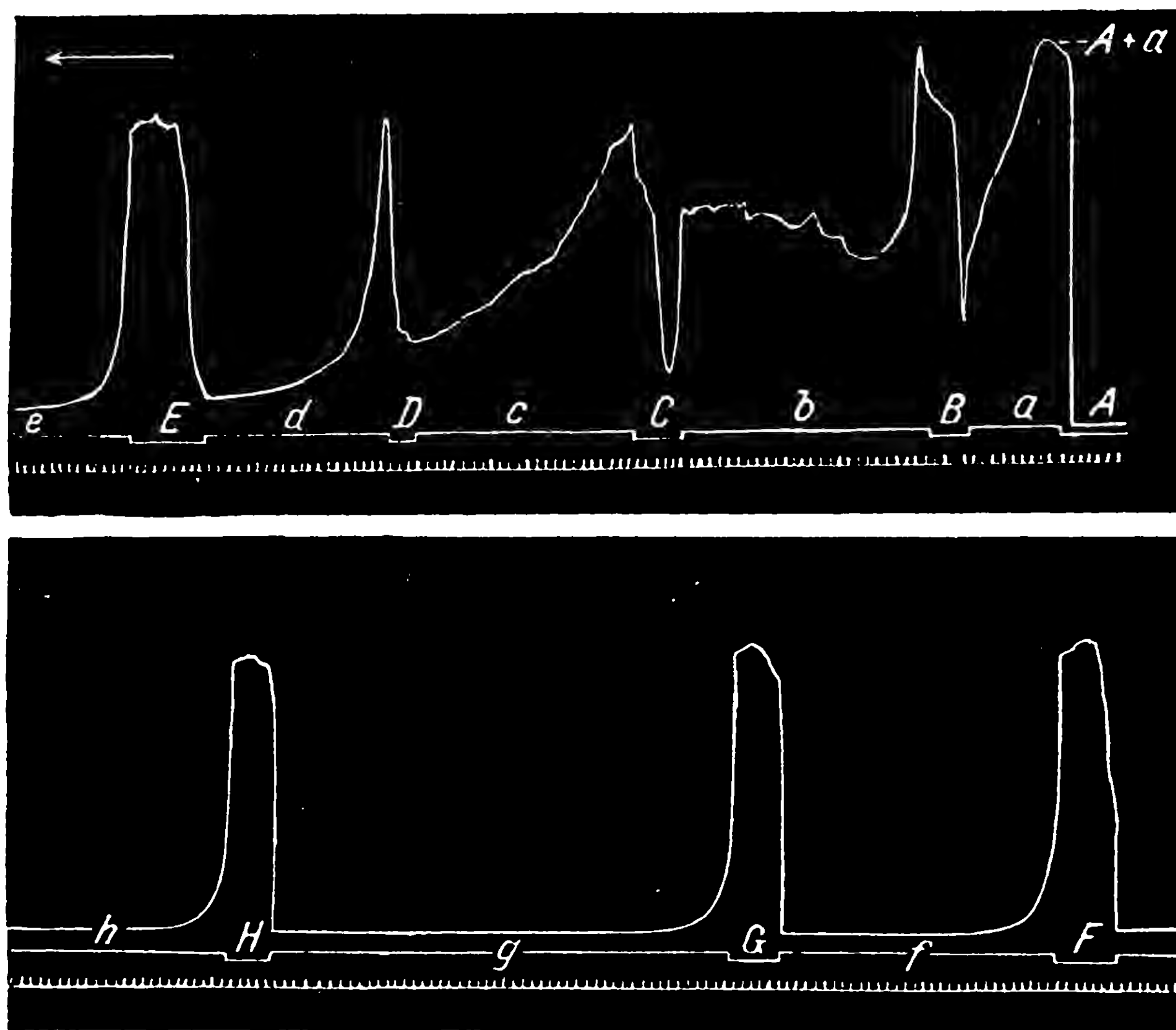
Кривая эта во второй половине совершенно напоминает кривую 1 во второй же половине. Между тем здесь тетанические поднятия *E—H* получены прекращением тетанизации *Ps.,* действующей в промежутках между ними, и представлением через это свободы раздражению *Op.,* приложенному в начале кривой и не прекращаемому ни на секунду до конца кривой. Таким образом, эффекты его совершенно угнетаются, когда развивается состояние *Ps.* Но пока не развилось это состояние, то же сильное раздражение действует по отношению к нему совсем иначе, что мы и видим на первой половине кривой. Тут вначале тетанизирует оно одно (раздражение *Op.*); когда же к нему во время *a* присоединяется другое

сильное (силы *Ps.*), то это последнее *ведет сначала к усилению* тетануса (от $A+a$ вверх), которое, однако, быстро переходит в известное первичное падение, как всегда при раздражении такой силы на свежем препарате. Устранение раздражения этой последней силы и предоставление действия опять одному раздражению *Op.* (*B*) выражаются сначала падением, а потом довольно быстрым восстановлением тетануса — явления, с которыми мы встречались на кривых 28 и 29 во второй фазе действия тетанизации силы *Ps.* (глава V). Новое присоединение (*b*) сильного раздражения и на этот раз кратковременно усиливает тетанус, но этот последний теперь падает еще быстрей и после падения переходит в повышение — вторичное поднятие (§ 26). Новое устранение сильного раздражения дает явления *C*, аналогичные по ходу и смыслу с *B*. За время действия сильного раздражения *c* и еще более за время *d*, наконец, устанавливается под влиянием его состояние *Ps.*; теперь прекращение этого состояния допускает возможность сразу обнаружиться эффектам от всего продолжающегося раздражения *Op.*

Как видно, пока действует сильное раздражение (*Ps.*), ход тетанической кривой *совершенно определяется* характером этого раздражения. Эффекты от более слабого раздражения (*Op.*) не только ничем не обнаруживаются одновременно с действием первого, но еще по прекращении его отражают оставляемые им изменения раздражительности, как его последействие и как они были изучены в главе V.

Может казаться странным и возбуждать недоумение, что за время действия раздражения *Ps.* отсутствует всякий признак одновременного действия вместе с ним раздражения *Op.*, которое ведь тоже раздражение значительной силы, как мы видели и вначале, и в конце, когда оно действует одно. Но почему непременно ожидать некоторых средних эффектов от комбинации этих двух раздражений, из которых каждое само по себе должно давать (как известно из явлений смены их друг на друга) под конец кривой совершенно противопо-

ложные действия? Если такие определенные ожидания эффектов вычитания внушаются ясным теоретическим представлением о процессах, управляющих этими явлениями, то не-



Кривая 43. На всем протяжении кривой от начала тетануса и до конца ее непрерывно действует раздражение одной и той же силы *Op.* или чуть слабее этого (37.5 см, а *MT* = 42 см). Оно приложено к n. ischiadicus в средней части его. Во времена, соответствующие возвышенностям 2-й линии, к нему присоединяется раздражение силы *Ps.*, которое приводят от другого индукционного аппарата электроды, приложенные по концам мышцы. Сила раздражения 4 см, а МТ = 7. (3 см перемещения вторичной спирали в этих пределах шкалы, как известно, дают уже большие изменения в силе индукционных токов). 3-я линия отмечает секунды.

обходимо проверить это представление еще раз, так как настолько же определенно может представляться с другой точки зрения возможность совершенно обратного, именно

раздражение более слабое (*Op.*), действуя одновременно с более сильным (*Ps.*), должно действовать в руку этого сильного раздражения.

Таким образом, рассмотренная кривая (43) вводит нас сразу в суть явлений и возможных теоретических контроверсов по вопросу о состоянии раздражительности мышцы под действием сильных раздражений, остающихся без внешних эффектов возбуждения при наличности в мышце сократительных сил.

Очевидно, в разрешении вопросов, возбуждаемых этими явлениями, можно итти только крайне постепенно и последовательно, имея притом в руках определенную руководящую нить. Мы закончим этот параграф простым формулированием хода явлений на рассмотренной кривой.

Когда одновременно с возбуждением силы Op. на мышцу действуют возбуждения силы Ps., то ход кривой тетануса соответствует последней форме раздражения, причем и общий эффект возбуждения близится постепенно к нулю, насколько последнее раздражение способно само по себе развить состояние Ps.

И последние слова не должны казаться преувеличенными, если обратить внимание на то, что на кривой 41 во времена *f, g, h* миографическая линия настолько близка к абсциссе, как только она может быть вообще близка во время состояния *Ps.* или при остаточном сокращении.

Однако дальнейшие опыты доказывают, что нельзя говорить, что раздражительность мышцы в состоянии *Ps. совершенно* подавлена.

В этом опыте раздражение *Ps.* было приложено к мышце, а раздражение *Op.* к нервному стволу. Но мы уже говорили, что суть дела не изменилась бы, если бы оба раздражения поменялись местом приложения. Поэтому было бы излишне приводить кривую, изображающую ход явлений, когда раздражение *Ps.* приложено к нерву, а раздражение *Op.* к мышце. Но вообще можно было заметить в опытах, что раздражение

Ps. успешнее подавляет эффекты одновременно с ним приложенного раздражения *Op.,* когда оно само приложено к мышце, а второе к нерву, чем при обратном распределении мест их приложения. Насколько это может зависеть от побочных условий опыта, мы над этим теперь останавливаться не будем, так как это не изменяет сути дела. При этой другой постановке опыта надо только прикладывать к мышце не очень сильные раздражения, лучше suboptimum, чтобы угнетение их с нерва раздражением *Ps.* получилось полное.

62. Исследование раздражительности мышцы в состоянии *Ps.* посредством одиночных раздражений устанавливает также тот факт, что раздражительность ее за это время понижена.

Это мы можем видеть на приведенной выше кривой 27. Тут одиночные раздражения (размыкательные индукционные удары) продолжали действовать на мышцу также и в течение каждого из приемов (*a*—*g*) тетанизации *Ps.,* не только в интервалах между ними. Но, как видно, во время тетанизации *Ps.* действие их становится или сильно ослабленным и неправильным, или от них не получается никакого эффекта. Между тем это одиночные раздражения максимальной силы, и они, как мы знаем, действуют на мышцу, располагающую известным запасом сократительных сил.

Есть основания думать, что неправильность и непостоянство эффектов от одиночных максимальных раздражений во время состояния *Ps.* (то полное отсутствие, то появление только в ослабленном виде) нельзя ставить в зависимость от неправильности прерывателя, производящего раздражение *Ps.* Это наблюдается, когда прерыватель действует вполне хорошо. Причину этого надо искать в физиологических свойствах самого процесса (гл. X).

Совершенно аналогичный с только что описанным опыт был давно уже произведен Шиффом.[1] Желая провести парал-

---

[1] Schiff. Lehrbuch der Muskel-und Nervenphysiologie Jahr., 1858. S. 187.

лель между отношениями блуждающего нерва к сердцу и отношениями обыкновенного двигательного нерва к рубчатой мышце, он приготовлял такой же препарат, как и мы; в верхнем участке нерв раздражался прерывистым индукционным током, достаточно сильным, а в нижней области пред мышцей он раздражался ритмически замыканиями и размыканиями постоянного тока (обыкновенно нисходящего направления). В сильных стадиях утомления эффекты от последних раздражений подавлялись приложением тетанизирующего индукционного тока по верхней части нерва.

То теоретическое объяснение этого явления, которое давал ему сначала автор, потом было им оставлено[1] и позднее, сравнительно очень недавно, заменено новым.[2]

Что касается факта, то мы совершенно согласны во всем существенном с Шиффом. Вся основная разница в теоретических объяснениях будет изложена в главе X, когда мы будем располагать всем нашим экспериментальным материалом.

Теперь же мы должны, напротив, принять защиту этого факта против возражений, уже сделанных или же возможных.

Главное возражение сделано давно Пфлюгером.[3] По нему, в опыте Шиффа дело идет не о явлениях, аналогичных с угнетением возбудимости, а все объясняется утомлением или истощением нерва. Последнее под действием прерывистого тока развивается не только в раздражаемом участке нерва, но в большей или меньшей степени и по всей его длине; следовательно, простирается и на те части его, где действуют отдельные замыкания и размыкания постоянного тока. Но достаточно самого летучего (доли секунды) перерыва в тетанизации, чтобы по возобновлении ее получилось снова сокращение мышцы — так быстро восстановляется раздражительность.

---

[1] Schiff. Abschied von der Erschöpfungstheorie. Moleschotts Unters. zur Naturlehre d. Menschen, XI, S. 189.

[2] Schiff. Archives des sciences physiques et naturelles. 1877—1878, Bd. 60—64.

[3] Pflüger. Archiv für Anat. u. Physiologie. 1859, S. 25.

нерва при отдыхе. Между тем приложенное внизу раздражение действует лишь через значительные интервалы.

Потом Пфлюгер обращает внимание на важное обстоятельство, что этот опыт не удастся, если вместо прерывистого тока раздражать нерв механически, тетаномотором Гейденгайна.

Последнее возражение Шифф оставляет в стороне, а по отношению к первому он находит в своих последних статьях,[1] что объяснение Пфлюгера верно только «для части наблюдавшихся фактов». Затем он оговаривается: «Мы не хотим делать никакого прямого возражения» (Bd. 61, S. 247) и приводит дальше непрямые доводы, которые тоже не выдерживают, по нашему мнению, критики.[2]

Нам отвечать теперь в защиту этого факта на возражения Пфлюгера очень легко. Что при употреблении для тетаниза-

[1] Schiff. Archives..., op. cit., Bd. 61.

[2] Шифф говорит теперь, что это не есть «истощение нерва или мышцы через деятельность, так как указанное Пфлюгером сокращение после летучего перерыва тетанизации очень слабо, а, между тем, последнюю потом можно поддерживать очень долгое время без всяких видимых эффектов, прекратить ее на короткое время и, при возобновлении ее, снова получить сокращение. Однако при этом сам Шифф вовсе не очищает себе почву против возражений, ни одним словом не опровергая существующего мнения Кронекера (Arbeiten..., op. cit., S. 261), по которому раздражения, оставаясь без эффекта на утомленном аппарате, все-таки содействуют его дальнейшему утомлению.

Затем он приводит в свою защиту то, что указанное Пфлюгером сокращение мышцы после летучего перерыва тетанизации достигает только 1 мм, а потом наступает полный покой во время опыта; между тем по прекращении тетанического раздражения перерывы постоянного тока дают одиночные сокращения, напр., в 4 мм. Но при этом он не говорит об интервалах раздражения в сравниваемых случаях, хотя, конечно, ему должно было быть известно по предшествующим исследованиям явлений утомления (Кронекер, Функе, Тигель, Россбах и Гартенек), что интервал раздражения играет на утомленной мышце громадное значение. Да это могло бы также происходить потому, в смысле возражения Пфлюгера, что нерв в нижней части был менее утомлен тетанизацией, чем в участке, непосредственно раздражаемом; следовательно, он скорее и значительнее

ции механического раздражения не получится этого явления... это весьма вероятно. Нельзя ожидать, чтобы механическое раздражение при достаточной частоте имело ту высокую интенсивность, которая дается электрическим раздражением и которая совершенно необходима, как мы знаем, для этого опыта. Если и выйдет что-либо при механическом раздражении, то лишь на сильно утомленной мышце и при условии привлечения на помощь механическому раздражению катэлектротонически повышенной раздражительности в области приложения его к нерву.

На второе возражение Пфлюгера ответ дается главой IV. Несомненно, что утомление нерва ни на иоту не замешано в это явление, да в известном смысле не замешано и утомление мышцы. Это видно уже из того, что тот же самый препарат, как только ослаблено раздражение до *Op.*, дает сильные тетанусы.

Но мы приведем еще другой прямой и более близкий к защищаемой постановке дела опыт.

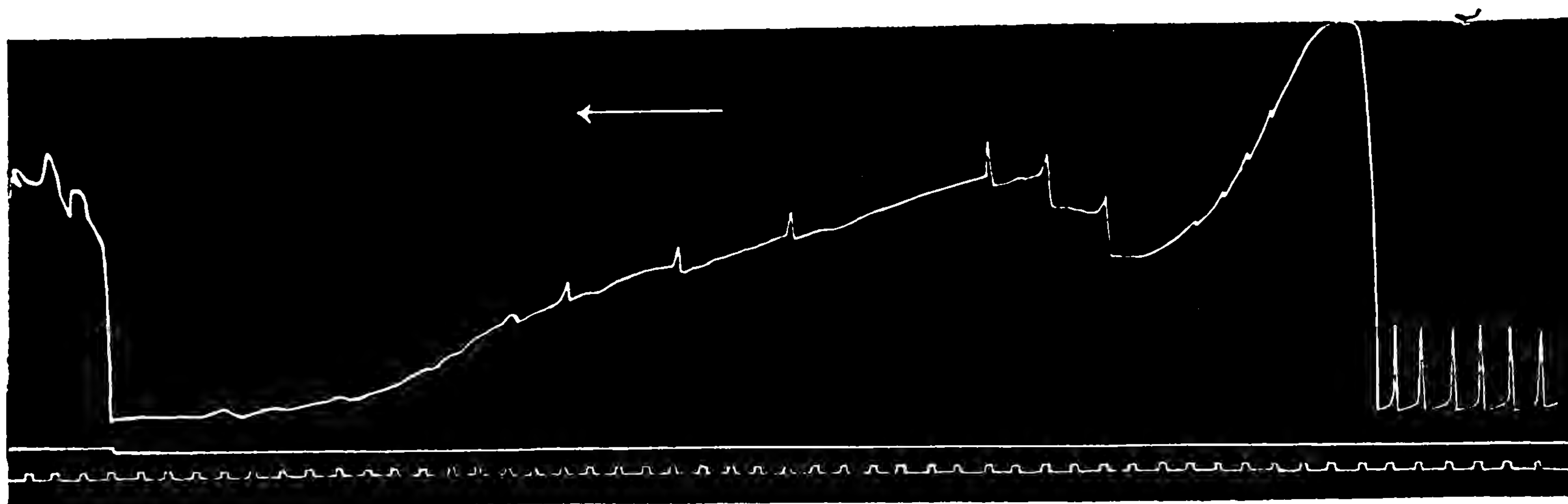
На кривой 44, на всем ее протяжении, действуют на

мог здесь и оправляться по прекращении истощающего раздражения прерывистым током.

Приведя эти два довода, Шифф считает доказанным, что тут не может быть речи об истощении через деятельность. Остается, говорит автор, сказать, что дело идет об утомлении через раздражение (Шифф принимал прежде утомление нерва через деятельность и через раздражение). Но и этого он теперь не допускает для данного случая, так как если бы нерв утомился в месте тетанического раздражения, то он перестал бы действовать подавляющим образом на эффекты одиночных раздражений в нижней его части, и это было бы равносильно прекращению тетанизации или разрушению здесь нерва. Поэтому он и принимает, что из тетанизируемого участка все время выходят влияния, препятствующие нерву в нижней области повиноваться раздражениям постоянным током.

Но для читателя и это не выходит убедительно, так как Шифф сам же опять признает в этих статьях необходимым для удачи этого опыта *какое-то* истощение нерва («...nerf moteur ordinaire, si. par épuisement, il est transformé en nerf d'arrêt, s'oppose surtout à l'effet qu'une irritation électrique produit sur sa peripherie» t. 63, p. 16).

мышцу одиночные раздражения через нерв в нижней части его. Затем начинается, как видно, тетанизация силы *Ps*. Эта последняя дает известную нам кривую. Когда миновало вторичное поднятие, тетанус упал до ничтожной высоты, т. е. почти до нуля. Мы видим, что отдельные раздражения тогда дают знать себя раз-два чуть заметными выпуклинами, а в большинстве случаев они совсем не обнаруживаются. Но как только в момент, отмеченный на 2-й линии поднятием,



Кривая 44. Одновременное раздражение через тетанизацию и одиночные индукционные (размыкательные) удары. Последние действуют также через нерв, гораздо ниже места приложения тетанического раздражения.

сила раздражения переведена введением сопротивления во вторичной цепи на *Op.*, тетанус сразу достигает значительной высоты, и, несмотря на это, теперь каждое одиночное раздражение отражается на нем ясно развитым зубцом. Следовательно, если перед этим при развитом состоянии *Ps*. того же не наблюдалось, то причина лежала вовсе не в истощении под теми или другими электродами нерва и не в истощении мышцы. Это ясно до крайности.

Мы могли бы привести кривые, которые представляют это еще нагляднее. Но приведенная кривая выбрана нами с тем, чтобы рассмотреть сразу действие на мышцу одиночных раздражений также и в первые моменты тетанизации, пока не развилось еще состояние *Ps.*, как это делалось и при предыдущем приеме исследования.

Здесь замечательно то, что в стадии нарастания вторичного поднятия одиночные раздражения дают себя знать или очень ясными эффектами или в других случаях хотя и незначительными, но каждый раз регулярно можно заметить на кривой тетануса соответственную им выпуклину. В нисходящей части вторичного поднятия это замечается уже слабее и по величине эффектов, и по регулярности их. В стадии первичного падения эффекты сказываются и еще слабее, а когда оно развилось вполне, то эффекты совсем отсутствуют. Указанные сейчас явления — не случайность, как можно убедиться из рассмотрения таких кривых. Они соответствуют в общем тому представлению, которое составили мы себе выше (§ 43, глава V), на другом пути, об изменениях раздражительности мышцы в рассматриваемых здесь стадиях тетанизации силы *Ps.*; т. е. в общем ход кривой тетануса отвечает изменениям раздражительности: вторичное поднятие соответствует нарастанию ее, то и другое падение — понижениям ее, и первое падение, развиваясь быстрее и энергичнее, чем второе, выражается и в одиночных раздражениях более слабыми эффектами, чем вторичное падение, хотя во время него мышца еще гораздо свежее, гораздо менее истощена. Но сказанные отношения надо принимать лишь в самом общем значении, так как в частностях, как видно, могут наблюдаться упомянутые уже неправильности, которые, вероятно, неизбежно связаны с самым характером явления.

Если обратить внимание на то, что в данном случае действует очень сильное тетаническое раздражение, то станет очевидно, что надбавки к тетанусу, когда он упал с maximum'а и когда они происходят, трудно объяснять как надбавки от усиления раздражения. Как их объяснять, это должно быть предметом подробного обсуждения впоследствии.

63. Исследование состояния раздражительности мышцы по третьему способу представляет крайне сложные явления, но оно зато вводит в самую интимную сторону комбинации двух раздражений. Это нам удобнее будет сделать в главе X,

ввиду всего имеющегося у нас материала. Поэтому теперь мы остановимся только на одном примере, который по третьему способу демонстрирует главный результат этой главы — пониженную раздражительность мышцы в состоянии *Ps*.

На кривой 55 [7] действуют 2 тетанических раздражения от двух разных индукционных аппаратов; одно из них приложено к нерву, и время его действия отмечается возвышенностями 2-й линии, ближайшей к миографической, а другое прикладывается к мышце, и время приложения отмечается поднятиями 3-й линии, ближайшей к нижней, записывающей секунды. Более продолжительные возвышенности отмечены латинскими буквами, малыми для 2-й, большими для 3-й линии. То и другое — раздражения силы *Ps*.

Мы обратим теперь внимание только на конец кривой. После *H* 3-я линия повторяющимися через малые промежутки поднятиями указывает на повторяющиеся перерывы и возобновления раздражения *Ps*., приложенного к мышце. Вначале после *H* каждому возобновлению раздражения соответствует на миографической линии слабое мышечное сокращение. Но как только 2-я линия начинает писать поднятие (*i*) — приложение раздражения *Ps*. к нерву, эти периодически повторяющиеся сокращения исчезают, — подъемам 3-й линии, приходящимся под это поднятие 2-й линии, нет отвечающих эффектов. Последние снова обнаруживаются, как только перестало действовать раздражение *Ps*. с нерва.

Теперь обратим внимание на такие же подъемы 2-й линии между *h* и *i*. Они соответствуют таким же частым возобновлениям и прекращениям другого раздражения *Ps*., приложенного к нерву. Как видно, сначала им соответствуют сокращения; но как только прикладывается продолжительно (*H*) раздражение *Ps*. к мышце, эти сокращения исчезают.

Идя таким же образом дальше к началу кривой, можно встретить еще не раз повторение того же самого приема исследования по отношению к каждому из двух взятых раздражений *Ps*.

Как видно, в данном случае каждое из этих двух раздражений, приложенное продолжительно, подавляет эффекты другого раздражения, периодически возобновляющегося после короткого перерыва.

Таким образом, этот способ дает возможность установить отношение друг к другу, при одновременном действии, всяких раздражений, любой силы и частоты. Но чтобы понимать все наблюдаемые при этом явления, необходимо иметь руководящую точку зрения по отношению к ним и необходимо научиться еще ближе распознавать, когда наблюдаемое усиление эффекта на мышце отвечает действительно усилению возбуждения, когда, напротив, оно есть результат лишь ослабления возбуждения.



ГЛАВА VIII

РАЗДРАЖЕНИЕ OPTIMUM И PESSIMUM В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЧАСТОТЫ

64. Выше было уже указано (§ 6), что частота раздражения имеет важное значение для происхождения исследуемых здесь явлений: рядом с силой раздражения она есть фактор, определяющий их развитие.

В самом деле, если мы обратимся еще раз к рассмотренной уже кривой 7, то мы должны выразить представленные ею явления таким образом: в начале кривой мышца представляется расслабленной, на нее действует раздражение *Ps.* при большой частоте колебаний молотка Гальске; следовательно, для данной мышцы это будет pessimum частоты раздражения; но, по мере того как делаются колебания молотка (через вывинчивание винта) реже и реже (r_1—r_6), расслабленная мышца, при той же (приблизительно) силе раздражения, начинает усиливать сокращения, и при некотором малом числе колебаний (r_6) прерывателя тетанус ее достигает значительной высоты, так что эту последнюю частоту раздражения можно обозначить по сравнению с первой как optimum частоты раздражения данной мышцы. Когда затем рядом последовательных ввинчиваний винта над молотком (s_1—s_4) мышца снова приводится в состояние расслабления, на нее снова начинает действовать раздражение частоты *Ps.*

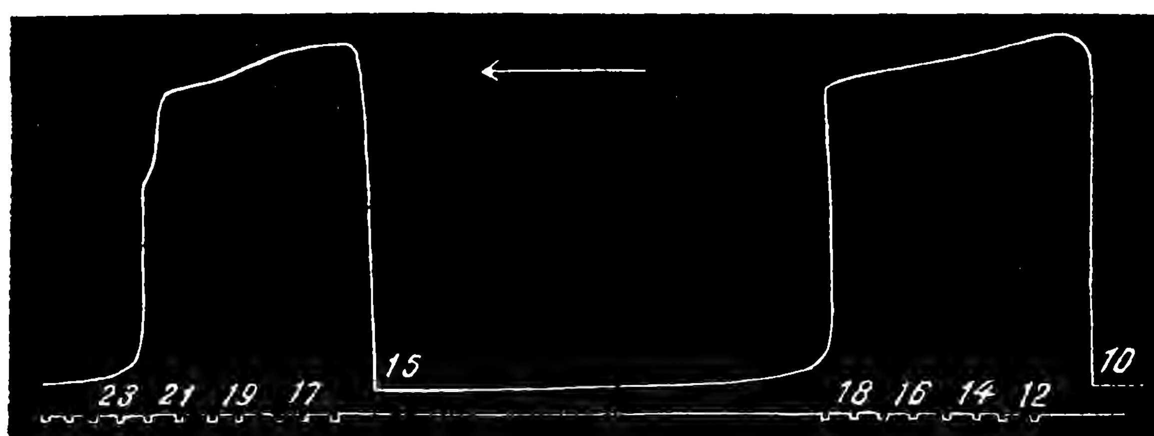
Так как во время этого опыта положение индукционной катушки по отношению к индуцирующей не меняется, и в то же время известно, что *МТ* или порог раздражения в зависимости от применяющихся в опыте изменений в частоте перерывов первичной цепи почти не изменяется (§ 6), то, очевидно, вся суть этих явлений падает на долю влияния именно частоты раздражающих импульсов. Значит, есть полное основание говорить об *optimum* и *pessimum частоты раздражения.*

Затем, если принять во внимание, что та частота раздражения, которая держит теперь на кривой 7 мышцу в состоянии *Ps.*, в первые моменты тетанизации вызывала на совершенно свежей мышце энергичные сокращения, то становится возможным предположение, что optimum и pessimum частоты, подобно тому как optimum и pessimum силы раздражения (§ 28), суть понятия относительные, имеющие значение для данного, определенного состояния мышцы и изменяющиеся в зависимости от изменений способности ее к деятельности.

Действительно, опыты совершенно подтверждают это предположение. Стало быть, сейчас введенные термины должны иметь такое же относительное и условное значение, как и раньше употреблявшиеся нами термины для силы раздражения при данной средней частоте (§ 28).

65. На кривой 7 мышца расслабленная, находившаяся в состоянии *Ps.,* начинает сильно сокращаться, когда частота раздражения становится очень мала. Это обстоятельство дает повод сделать предположение, что может быть взята настолько малая частота раздражения, при употреблении которой *совсем не получается явлений смены силы раздражения,* описанных в главах I и III. Опыт подтверждает это предположение. Так, на кривой 45 мышца тетанизируется индукционными токами при прерывателе около 25 колебаний в 1 сек. Сначала индукционная спираль ставится на расстояние 10 см от первичной и потом последовательно, через каждые 2 сек., она отодвигается на 1 см шкалы дальше; передвижение ее

отмечается каждый раз зубцом на 2-й линии. Как видно, здесь проделывается тот же самый прием, что делалось в случаях кривых 3—6 и 14. Однако здесь совсем не наблюдается того, что там, — усиления тетануса с ослаблением раздражения. Теперь, напротив, тетанус постепенно и слабо падает, пока на 19 см расстояния не прекращено раздражение. Потом оно возобновлено, при отстоянии вторичной спирали 15, и так же опять последовательно ослабляется. Тетанус тоже последовательно



Кривая 45. Объяснение в тексте.

падает, при 21 см он начинает падать быстро, а при 22 см он совсем прекращается по недостаточной силе раздражения.

Та же картина получилась бы, если бы раздражение изменялось в силе не последовательно, а быстрыми передвижениями вторичной спирали. Опять картина совсем другая, чем та, которая получалась на кривых 1, 2 и т. д., при аналогичных формах смены силы раздражения большей частоты.

Значит, может быть такая малая частота раздражения, при коей совсем не получается тех явлений, с которыми мы ознакомились в начале изложения.

66. Выше было уже указано кратко (§§ 6, 17), что для того, чтобы получать в ясной форме явления *Op.* и *Ps.* силы раздражения, надо ставить прерыватель Гальске на среднюю или на большую частоту делаемых им колебаний.

Опыты показывают, что, чем больше число колебаний этого прерывателя, тем скорее при раздражении достаточной силы

можно привести мышцу в состояние *Ps.* и тем полнее выражено это состояние.

Чтобы определить точнее, при какой частоте раздражения мышца впадает в состояние *Ps.*, при какой она переводится снова в сильный тетанус, как это делалось, напр., на кривой 7, для точного определения этих отношений частоты, опыты производились следующим образом.

В первичную цепь одновременно с первичной спиралью вводился сигнал Депрэ, который и записывал перерывы тока, производимые молотком Гальске, под миографической кривой. Под этим сигналом другой сигнал Депрэ или же регистрирующий телефон (§ 23) записывал колебания электромагнитного камертона, 100 в 1 сек. Записывающий цилиндр ставился на большую скорость вращения, и, чтобы он получал скорее достаточную скорость вращения, ему, вначале давался некоторый толчок.[1] Таким образом, когда во время опыта изменялась частота раздражения действием на прерыватель (§ 17), и в зависимости от этого изменялась высота тетануса, можно было потом определить, какие изменения первой соответствуют каким изменениям второй.

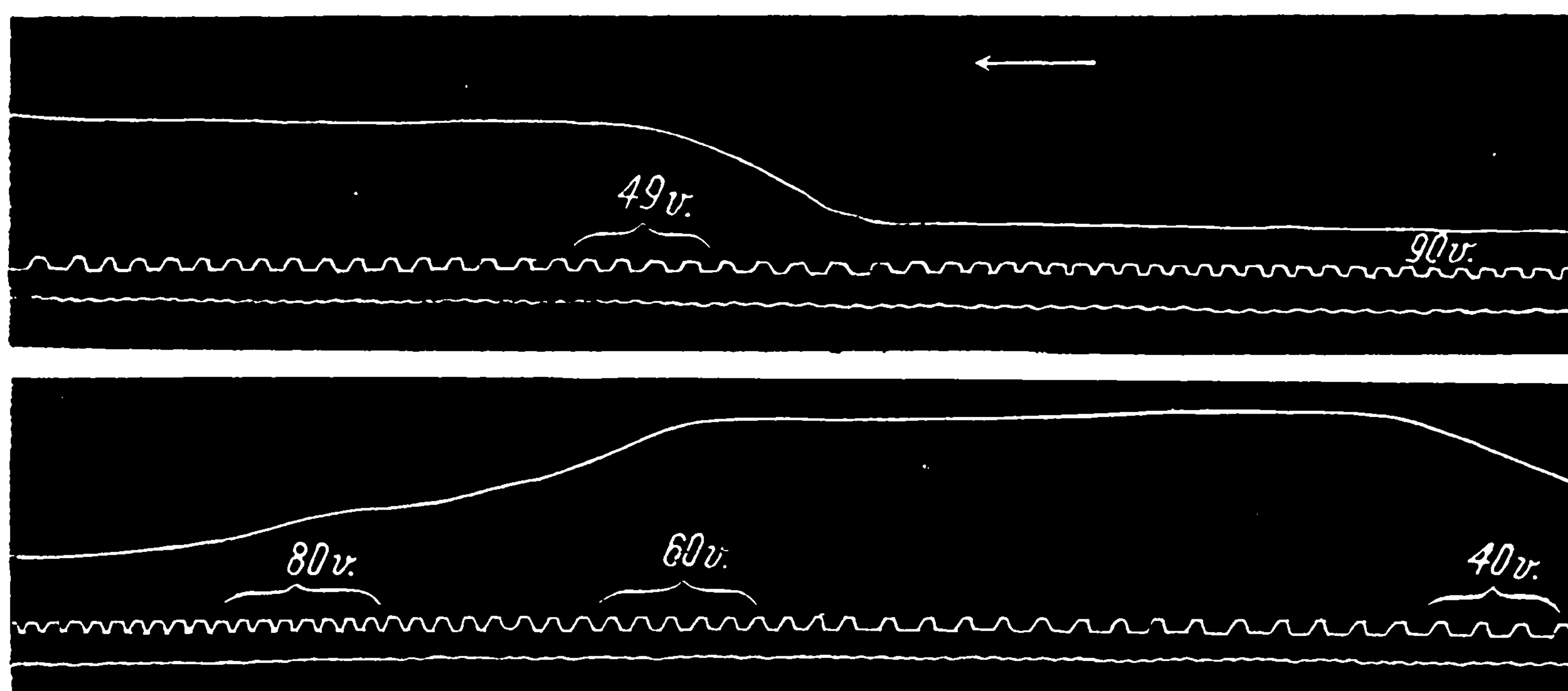
При такой постановке опыта была получена следующая кривая [*стр. 317*].

До начала кривой и прежде, чем цилиндр был приведен в движение, мышца тетанизировалась с нерва некоторое время, пока она не впала в состояние *Ps.* и не достигла сильного расслабления. Тогда началось записывание кривой. В начале ее, как можно вычислить по сличению перерывов тока на 2-й линии с числом колебаний камертона на 3-й линии, действовало раздражение частоты 90 колебаний прерывателя в 1 сек., и этой частоты раздражение привело и держало мышцу в состоянии *Ps.* Затем произведено слабое вывинчи-

---

[1] Этим объясняется то, что на нижеследующих кривых цилиндр вращается в некоторых случаях сначала скорее, чем потом, как можно видеть по линии времяизмерительного камертона.

вание винта над молотком Гальске. Как видно, это произошло без нарушения в правильности действий прерывателя; он стал делать теперь приблизительно 49 перерывов в 1 сек. Мышца перешла от состояния расслабления к тетанусу небольшой высоты, на которой он и держится; новым вывинчиванием винта частота перерывов была переведена на 40 в 1 сек., и



Кривая 46. $MT = 38$ см, сила раздражения — 24 см; 2-я линия отмечает перерывы тока первичной цепи, а 3-я линия — колебания камертона 100 в 1 сек. Цифры над 2-й линией с буквой v указывают число колебаний прерывателя в 1 сек., вычисленное для промежутка времени, обнимаемого скобкой под этой цифрой.

вместе с этим тетанус поднялся на большую высоту, которую он и сохраняет известное время. Но потом начинается повышение числа перерывов, именно, на 60 в 1 сек.; тетанус начинает резко падать. Еще большего падения достигает он после того, как прерыватель поставлен на 80 колебаний в 1 сек.

67. Легко предположить, что при переводе мышцы из состояния *Ps.* к тетанусу, в интересах последнего разрежение числа колебаний тока не должно опускаться ниже известной границы. В самом деле это и наблюдается на следующей кривой 47, которая заслуживает внимания еще и в другом отношении.

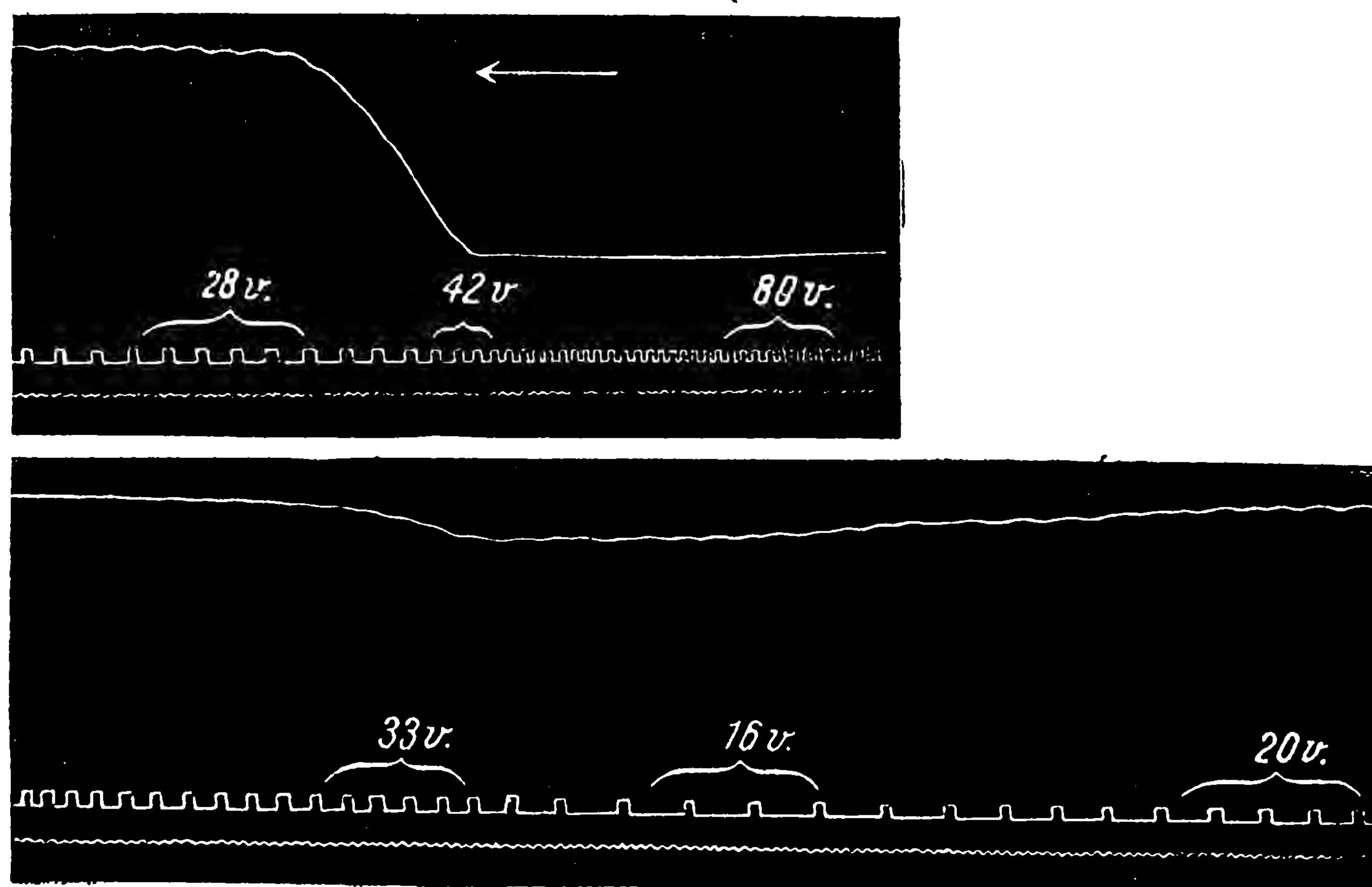
В начале кривой действует раздражение 80 колебаний прерывателя в 1 сек. Оно уже довело мышцу до сильного расслабленного состояния. Потом колебания прерывателя делаются реже и реже; это совершается здесь скорее, чем в предыдущем случае.

Когда число перерывов было низведено уже до 42, и производится дальнейшее уменьшение частоты их, кривая начинает быстро подниматься. При 28 перерывах первичного тока тетанус держится на значительной высоте, и тут ясно видны отдельные сокращения и ритм раздражения. При 20 колебаниях прерывателя видно то же самое, но высота тетануса начинает падать, и именно от недостаточной частоты раздражения, как можно убедиться дальше. Еще заметнее падение высоты тетануса, когда число колебаний прерывателя сделалось 16.[1] В дальнейшем ходе кривой заключается доказатель-

[1] Тут ясно заметно (также при 20 перерывах), что каждому колебанию прерывателя соответствуют 2 колебания миографической кривой. Можно думать, что одно из них соответствует замыкательному индукционному удару, другое — размыкательному. Но странно: первое каждый раз более значительно и яснее выделяется, чем второе (фигура скопирована не совсем точно, на ней это выходит не так ясно, как в оригинале; однако хорошо видно тотчас после цифры 20 v); кроме того, второе следует за первым через больший промежуток времени, чем это должно было бы быть по этому предположению. То же замечалось и в других случаях. Иногда, при очень редком раздражении, наблюдалось не двойное, а тройное колебание миографической кривой соответственно одному колебанию прерывателя. Напротив, при утомлении мышцы оно сводилось действительно к одному. Все это делает весьма вероятным, что тут мы имеем дело с явлениями, аналогичными рассмотренным на кривых 36 и 37 в условиях тетанизированного сокращения, т. е. соответствующими в условиях тетанизации «эластическим колебаниям». Сопоставление это крайне интересно для анализа одиночного сокращения и заслуживает специальной разработки.

Известно, что о судьбе одного из индукционных ударов (замыкательного) в деле тетанизации были высказаны предположения (Бернштейн, Кронекер, Ловен), но определенного ничего не известно. Лишь один факт стоит твердо: во время тетануса от мышцы слышат тон, соответствующий прерывателю, но никогда (за исключением одного случая у Гельмгольца)

ство того, что падение при частоте 20, 16 происходило не от утомления, а от недостаточной частоты раздражения. Как только частота раздражения сделалась снова больше — около 33 колебаний прерывателя в 1 сек., — тетаническая кривая начала опять подниматься быстро. Но и тут еще заметны



Кривая 47. *МТ* = 38. Сила раздражения 25 см шкалы. Прочее — то же, что и на предыдущей кривой. Для некоторых элементов кривой определена, так же, как и на кривой 46 частота колебаний прерывателя.

слабые колебания миографической кривой в параллель с колебаниями прерывателя.

В этом примере следует обратить внимание особенно на следующее. До начала этой кривой мышца тетанизировалась некоторое время, пока она не впала в состояние *Ps.;* совершилось это при 80 колебаниях прерывателя. Значит, перед нами

тон на октаву выше, чего следовало бы ожидать, если бы оба удара, и замыкательный и размыкательный, действовали в акте возбуждения. Мы сделаем со своей стороны в главе X попытку объяснить этот факт.

Ввиду такого отсутствия чего-либо определенного в этом отношении, мы будем выражать частоту раздражения дальше числом колебаний прерывателя, а не удвоением этого числа.

мышца, уже не свежая, более или менее значительно утомленная. Однако и *для такой* мышцы optimum частоты раздражения около 40—30 колебаний прерывателя индуцирующего тока; 20 и 16 колебаний лежат уже ниже этого optimum'а.

Относительно условий получения двух последних кривых, как и последующих, записанных в аналогичных формах, надо сделать следующее замечание. Эти кривые получены на недавно пойманных лягушках, в жаркие июньские дни, когда комнатная температура была около 25° С. В условиях опыта осенью и зимой все эти числа получились бы ниже несколько, как следует ожидать и насколько мне известно по личному опыту. Но общая суть отношений осталась бы та же. Напротив, насколько я могу судить по нескольким наблюдениям, для июльских лягушек частота раздражения должна лежать еще выше, чем числа, представляемые приведенными кривыми. Иногда даже такие опыты с pessimum и optimum раздражения на июльских лягушках выходили неудачными. Опытов было сделано не так много, чтобы об этом можно было говорить с определенностью; но необходимо обратить внимание на это условие опытов, так как наши опыты могут быть повторены другими, и может получиться неудача, именно вследствие подобного обстоятельства.

Метод, употреблявшийся нами в двух последних кривых для отыскания *Op.* и *Ps.* частоты раздражения при данном состоянии мышцы, представляется крайне тонким и точным. При помощи его можно определять изменения в высоте тетануса в зависимости от частоты раздражения за такое короткое время, за которое изменения в высоте тетануса в зависимости от истощения или утомления мышцы можно признать почти абсолютно не замешанными в дело. В этом можно убедиться, помимо двух приведенных кривых, еще и на аналогичных с ними последующих.[1]

[1] Сходный с этим способ употреблял раньше нас Марей (Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris, 1868, p. 375). Так, получена его

68. Другой метод, который употреблялся нами для тех же целей,— это *моментальная смена одного раздражения определенной частоты на другое раздражение тоже определенной частоты, но различной от первой.* Сила же раздражения избиралась для того и другого случая приблизительно одинаковая; обыкновенно она была настолько велика, что при достаточной частоте она могла бы привести через известное время мышцу в состояние *Ps*. Выражаясь обычно: брались *максимальные* раздражения. Почему это необходимо — выяснится из следующей главы.

Для таких опытов употреблялись 2 отдельных индукционных аппарата с прерывателями различного числа колебаний. Их вторичные спирали соединялись с одной и той же парой раздражающих электродов при посредстве гельмгольцевского двойного ключа, как это указано в § 20. При этом расположении, когда раздражение производилось от одной индукционной катушки через одну половину двойного ключа, то в то же время другая половина ключа представляла побочное замыкание для токов от второго индукционного аппарата. Таким образом, переопрокидыванием двуплечного рычага ключа можно было почти моментально сменять частоту раздражения одного числа на частоту раздражения другого числа. Тетани-

---

кривая 120, воспроизведенная в известном «Handbuch der Physiologie», I, 1, S. 43. Он, записывая кривую тетануса, постепенно увеличивал частоту раздражения и находил возрастание тетануса. Но у него рядом с времяизмерительным камертоном не записывалось действие прерывателя раздражающего тока; достигнув наибольшей высоты тетануса, он новым уменьшением частоты раздражения не исследовал, что получается при обратном ходе частоты раздражения — прием, посредством которого можно определить приблизительно вмешательство утомления мышцы в ход явления (предложен принципиально Фолькманом). Это делает Марей в других опытах, представленных у него кривыми 125 и 126. Но тут смена частоты раздражения производится при медленно движущейся записывающей поверхности, и она производится через интервалы, настолько большие, что для тонкой оценки значения частоты раздражения, без возможного вмешательства утомления, в этом виде способ уже не годится. О результатах этих опытов его нам придется говорить ниже.

зирующие токи, замыкательные и размыкательные, имели в разных опытах разное направление по нерву, но обращалось внимание на то, чтобы в одном и том же опыте они шли от обоих индукционных аппаратов в одинаковом направлении. Перед опытом определялся *МТ* для одного и другого случая раздражения; затем индукционная катушка каждого аппарата ставилась на такое положение, при котором она давала токи большой силы, достаточной, несомненно, для раздражения *Ps.*, если последнее могло сказаться по другим условиям опыта, помимо потребной интенсивности раздражающего тока. Индукционная катушка ставилась обыкновенно на 12—20 см выше *МТ*, смотря по шкале индукционного аппарата. (При *МТ*, лежащем ближе к первичной спирали, того же самого усиления раздражения, как известно, можно достигнуть меньшим передвижением ее относительно первичной).

Этот второй метод не представляет такой тонкости, как первый, но он дает результаты, во многих отношениях поучительные для анализа исследуемых явлений.

Первый и главнейший результат таких опытов заключается в следующем:

Если при сильных тетанизирующих токах сменять моментально большую частоту раздражения на другую малую частоту раздражения, и обратно, то получается совершенно та же картина явлений, что и при смене силы раздражения от Ps. на Op. и обратно.

Чтобы явления выходили в ясной форме, «большая» частота должна представлять (в согласии с предыдущим параграфом) не меньше 60—70 перерывов индуцирующего тока в 1 сек. «малая» же должна быть не выше 40, всего лучше около 20—30 в 1 сек.

При этих условиях сходство сравниваемых явлений настолько велико, что кривые, получаемые по этому способу, в общем виде и ходе их ничем не отличаются от кривых, описанных в предыдущих главах и преимущественно в главе V. Достаточно, напр., взглянуть на кривую 50, которая подробно будет

описана ниже, чтобы видеть общее сходство ее с кривыми 31 или 28, хотя здесь дело идет только о смене частоты раздражения при одинаково большой (максимальной) силе раздражения.

Указанный результат является очень важным. Сходство явлений до деталей в сравниваемых рядах едва ли может быть случайным. Оно оказывается действительно имеющим глубокую общую причину.

Если же мы обратим при этом внимание на явления, получаемые не при быстрой, как здесь, смене частоты раздражения, а при *последовательном* изменении частоты, как в случаях кривых 7 и 46, то параллелизм явлений дополнится еще: при последовательном изменении частоты раздражения получаются те же по общему ходу явления, что и при последовательном изменении силы раздражения (ср. кривую 7 с 3). Вся важность такого параллелизма сравниваемых явлений нам выяснится в следующей главе.

69. Теперь обратимся к рассмотрению, в частности, явлений смены раздражения одной частоты на раздражение другой частоты. При этом выясняются некоторые общие вопросы как по отношению к занимающим нас явлениям, так и по отношению к известным пунктам, уже давно трактуемым в физиологии.

Кривая 48 представляет в очень наглядной форме подтверждение предположения, высказанного в начале главы, именно:

Op. и Ps. частоты раздражения — понятия относительные, имеющие значение лишь для данного момента состояния мышцы; они изменяются caeteris paribus с ее утомлением.

В начале кривой раздражение малой частоты (*a*—*f*) дает тетанусы меньшей высоты, чем раздражение большей частоты (долины между *a* и *b, b* и *c* и т. д.). Притом между ними еще та разница, что первое при каждой новой смене от *a* до *d* дает все повышающиеся тетанусы (и зубцы на высоте его становятся все слабее выраженными), второе,— наоборот, с каждым новым разом падает в тетанизирующем действии на мышцу.

Во второй половине кривой (через промежуток времени

в 26 сек.) обнаруживается резкая разница в тетаническом действии того и другого раздражения. Они теперь поменялись ролями: редкое раздражение дает еще тетанусы значительной высоты (*h*, *i*, *k*), частое же вызывает лишь слабые сократительные действия, притом довольно быстро падающие в высоте во время каждой смены.

Очевидно, для свежей мышцы частота 19—20 колебаний прерывателя была недостаточна, чтобы вызвать тетанус максимальной высоты, или, другими словами, она была *ниже Ор. частоты раздражения*. За таковой надо признать, или выражаясь точнее, к таковому ближе стоит раздражение с прерывателем 72 колебания в 1 сек. Для мышцы же утомленной это последнее раздражение становится постепенно *Ps*. частоты, между тем редкое теперь надо признать близким к *Ор*. частоты.

Как видно, этот второй способ также может служить для отыскания *Ор*. и *Ps*. частоты раздражения; он дает возможность проследить сравнительные действия двух раздражений в продолжение значительного времени.

70. Важно обратить еще, кстати, внимание на середину кривой 48.

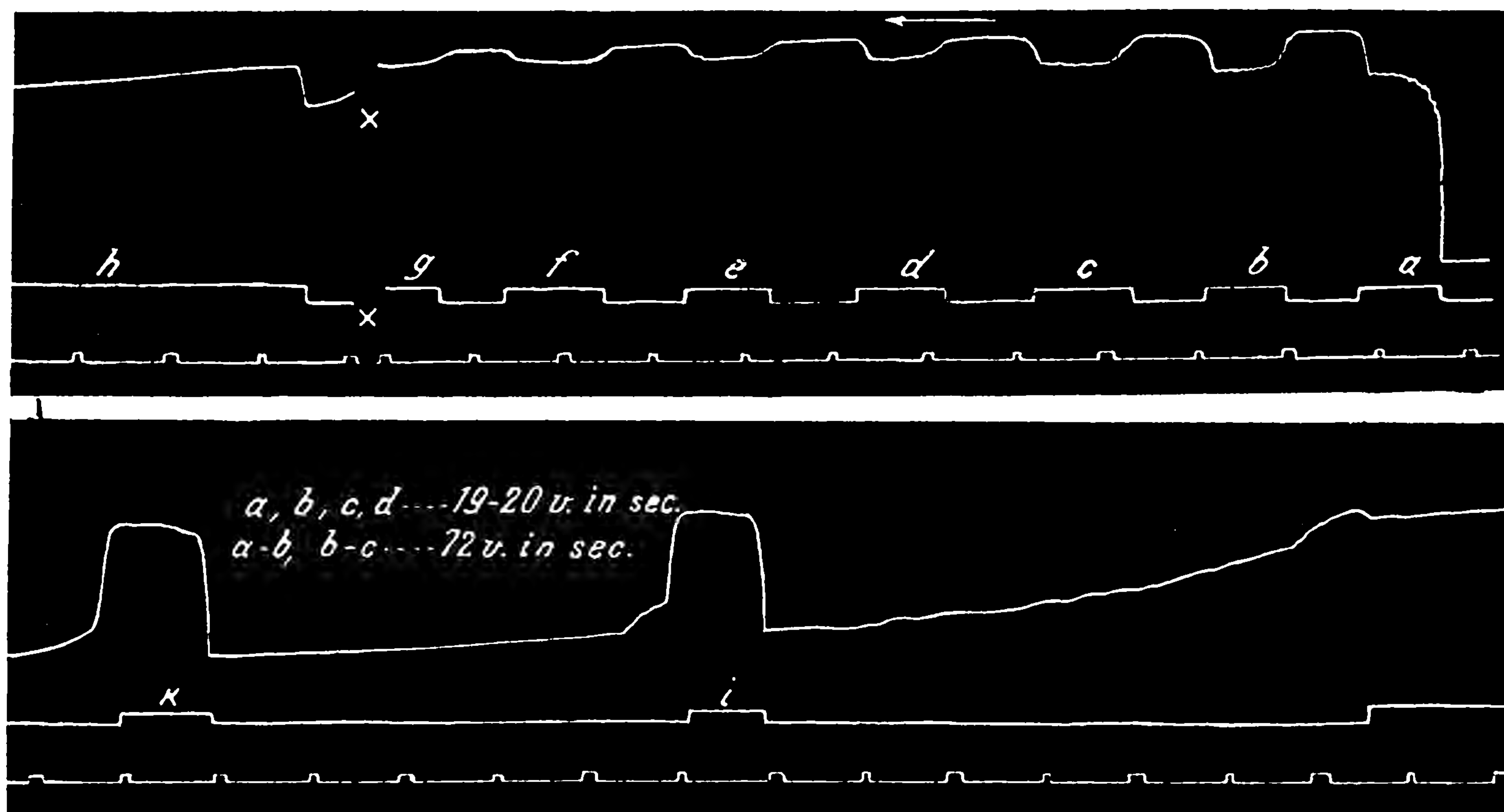
Перед сменою *h* частое раздражение дает *быстро* падающую кривую. Когда производится эта смена на редкое раздражение (*h*), тетанус сразу поднимается и потом падает очень *медленно*. Но замечательно, что, когда совершается снова переход на частое раздражение (после *h*), тетаническая кривая и под влиянием его временно поднимается, и поднимается притом *выше того*, что давало то же раздражение перед перемежением на редкое.

Мышца все время *h* производила значительные сокращения; однако она оказывается *после этого* более способной отвечать тетанусом и на частое, чем она была *до этого*.

Этот парадоксальный факт мы должны объяснить так же, как это делалось выше (глава VI, § 56) по отношению к аналогичному факту, наблюдаемому при смене силы раздражения.

Необходимо принять, что мышца во время редкого раздра-

жения, совершая значительную работу, тем не менее в некотором отношении отдыхает от утомляющего влияния частого раздражения. Стало быть, необходимо, как и там, допустить, что с частым раздражением, как и с раздражением силы *Ps.*,



Кривая 48. Быстрая смена одной частоты раздражения на другую, и обратно. Возвышенности (*а—к*) 2-й линии соответствуют времени раздражения индукционным током при прерывателе 19—20 в 1 сек., долины же — прерывателю около 72 колебаний в 1 сек. Тот и другой прерыватель — молоток Гальске. Чтобы укоротить кривую, из нее выпущен кусок, так что между концом первой половины у *X* и началом второй после *X* прошло время почти 26 сек. 3-я линия отмечает секунды. Как видно, вращающийся цилиндр имеет большую против обыкновенного скорость.

На индукционном аппарате с редким прерывателем *МТ* равен 44 см. Сила раздражения во время опыта — 26 см; у индукционного аппарата с частым прерывателем *МТ* равен 31 см. Сила раздражения — 18 см.

связано некоторое утомление, независимое от величины сократительных действий мышцы. Как и там, мы можем обозначить эту форму утомления как утомление через скрытое раздражение, в отличие от утомления, связанного непосредственно с сократительными действиями мышцы или от утомле-

ния через сокращение. Приняв эти обозначения, мы рассматриваемый факт должны выразить в виде положения:

С тетаническим раздражением большей частоты связана более высокая степень утомления через скрытое раздражение (или независимо от работы сокращения), чем с раздражением меньшей частоты.

Это важное положение, формулированное на приведенном примере, имеет разнообразное выражение в изучаемых явлениях. Так, после смен *i* и *k* не замечается, правда, как после смены *h*, повышения при переходе от редкого к частому раздражению; но тут и без того тетанус держится на значительной высоте. Что и в этих случаях частое раздражение дает сначала значительные сокращения и не сразу приводит мышцу к расслаблению, это видно из того, что тетанусы *i* и *k* заметно более продолжительны, чем время тетанизации при редкой частоте. В этом можно убедиться, сличив протяжение каждого из них по абсциссе с протяжением отметин *i* и *k* 2-й линии, записывающих продолжительность действия раздражения малой частоты.

В начале кривой частое раздражение при каждом его новом приложении дает тетанусы, все убывающие в высоте (между *a* и *b*, *b* и *c* и т. д.). Это кажется совершенно естественным и легко объяснимым через все усиливающееся утомление. Но между тем в то же время редкое раздражение, падающее на ту же утомленную мышцу, дает с каждым новым разом от первого до четвертого его приложения (*a*—*d*) все нарастающие в высоте тетанусы. В общей форме это факт известный, что при редком раздражении некоторое утомление благоприятствует накладыванию (superpositio) отдельных сокращений, составляющих тетанус, а через это и поднятию в высоте его.[1]

Но для нас этот факт получает еще и иной смысл. В самом деле, мы видим в конце кривой, в случаях тетанизации редким раздражением *i* и *k*, что тетанус каждый раз нарастает и теперь постепенно, пока это раздражение не сменяется на частое.

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 41.

Это для нас говорит, что утомление *через скрытое раздражение* для малой частоты раздражения настолько мало, что и теперь, на утомленной мышце, оно не сказывается, тогда как при бо́льшей частоте оно сказывается очень скоро и на свежей мышце. Что мышца и теперь способна на редкое раздражение давать значительные сокращения, причина этого лежит в том, что она отдыхает во время предшествующих этим тетанусам (*i* и *k*) перемежек, когда действует раздражение *Ps.* частоты (между *h и i, i* и *k*), когда, следовательно, она мало утомляется *через сокращение.* Между тем перед действием редкого раздражения *h* мышца совершала еще значительные сокращения и под влиянием частого раздражения, значит, она не отдыхала тогда в этом направлении; поэтому и тетанус *h* обнаруживает с самого начала последовательное падение. Другими словами: хотя мышца во время тетануса *h* и мало утомляется (или не утомляется) через скрытое раздражение, но так как она перед этим не отдыхала в другом отношении (от утомления через сокращение), то ход тетануса получается другой, чем в случаях *k* и *i.* То же объяснение приложимо и к тетанусам *b, c, d.* Хотя каждый последующий из этих тетанусов представляется выше, чем предыдущий (вероятно, по причинам, указанным Мареем и Фиком), но каждый из этих тетанусов в течение своего собственного протяжения постепенно падает, как и *h.*

Мы входили в довольно утомительные подробности. Но это казалось необходимо ввиду того, чтобы передать наше убеждение, что если и возможно внести некоторый порядок и объяснение в крайне пестрый ход исследуемых явлений, то именно только с развиваемой здесь точки зрения, намеченной уже выше, в главе VI. Необходимо отличать 2 формы утомления и необходимо признать, что они определяются разными условиями и имеют разный ход.

Одна форма утомления, вероятно, растет пропорционально внутренней и внешней работе мышцы, пропорционально ее сократительным действиям. Другая, как видим мы теперь,

растет (при максимальной силе раздражающих токов) в зависимости от частоты раздражения.

Как утомление растет в зависимости от частоты раздражения и как можно сопоставить результат этого параграфа с аналогичным результатом главы VI, об этом речь будет дальше.

Если частота раздражения сама по себе, независимо от сократительной деятельности, определяет утомление мышцы, а с другой стороны, влияния, вносимые ею, осложняются утомлением, вытекающим из работы сокращения, то вопрос об *Op.* и *Ps.* частоты раздражения является очень сложным. Положение дела надо представлять себе таким образом, что для каждого данного *момента* раздражающих воздействий на мышцу должна быть своя особая частота раздражения, которая может служить, как *Op.* Более высокая этого частота будет действовать в известной степени уже как *Ps.,* более же низкая будет недостаточна для вызова тетануса максимальной высоты, хотя бы сила раздражающих токов и представляла достаточную интенсивность, как в случае *a* на кривой 48.

71. При этом положении дела является более всего определенным и более всего интересным вопрос о том, что считать за *Op.* частоты раздражения для свежего препарата, для мышцы совершенно неутомленной. Очевидно, всякое раздражение выше этого по частоте не даст развиться тетанусу до максимальной высоты и уже в ранних стадиях тетанизации, наверно, приведет мышцу в состояние *Ps.* Наконец, возможно предположить, что найдется такая граница частоты раздражения, выше которой всякое раздражение при достаточной силе будет действовать сразу как раздражение *Ps.,* т. е. после короткого начального сокращения (как 27 см на кривой 15) оно приведет тотчас же мышцу в состояние *Ps.,* в чем и можно было бы убедиться разными способами.

Если мы обратимся за ответом на эти вопросы к физиологической литературе, то получим очень противоречивые данные. Поэтому мы изложим сначала собственные опыты, насколько они дают ответ в этом отношении.

Для решения вопроса можно применить и тот и другой из двух способов, описанных в этой главе. Второй способ более груб, но зато он может легче наметить общие черты. В самом деле, стоит только, как на кривой 48, брать каждый раз для поочередного приложения к нерву 2 максимальных раздражения разной частоты, и если, несмотря на то, что одно из них будет приложено после другого к свежей мышце, оно все-таки вызывает тетанус большей высоты, чем это другое, то этим дается определенное указание, что одно из них стоит ближе другого к *Op*. частоты раздражения.

На этом пути найдено мною, что:

Раздражение индукционным током при прерывателе 250 колебаний в 1 сек. лежит выше optimum'а частоты раздражения, или, другими словами: при указанной частоте раздражения начинают уже обнаруживаться моменты, которые препятствуют свежей мышце достигнуть наибольшей возможной для нее высоты тетануса.

Сила тока, как везде здесь, подразумевается максимальная.

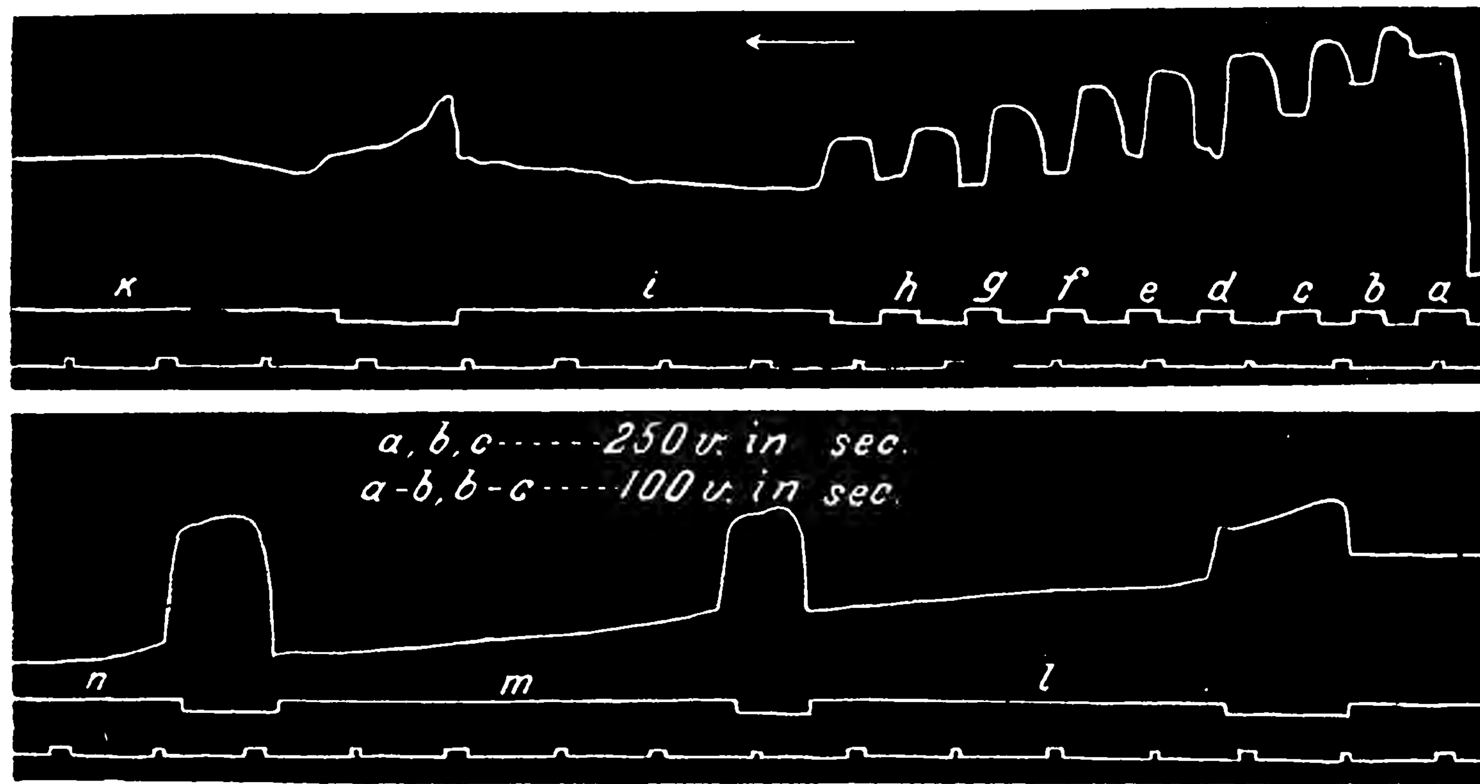
Пример опытов этого рода представляет кривая 49.

В начале ее раздражение производится от индукционного аппарата с прерывателем 250 колебаний; тетанус (*а*) почти сразу достиг полной, возможной для него, высоты и обнаруживает наклонность к падению; но производится смена на тетанизацию от индукционного аппарата с прерывателем 100 колебаний, и тетаническая кривая начинает тотчас же подниматься еще выше, миллиметра на 3 против предыдущего. Далее производится еще несколько раз смена раздражения той и другой частоты, и всегда прерыватель в 100 колебаний дает тетанусы более высокие, чем прерыватель в 250 колебаний. Но эти дальнейшие смены, как относящиеся к мышце уже утомленной, нас теперь не интересуют.[1]

---

[1] Однако в этих дальнейших сменах не мешает обратить внимание на следующее. Раздражение в 100 колебаний в случаях между *i* и *k*, *k* и *l* дает тетанусы, гораздо быстрее падающие, чем то же раздражение потом.

Не следует почему-либо думать, что если бы в приведенном примере мы поступили наоборот, именно, заставили бы сначала действовать прерыватель 100, а потом 250, то отношения получились бы обратные, т. е. тетанус ниже полу-



Кривая 49. Раздражение индукционным током посменно при прерывателе 250 колебаний (возвышенности 2-й линии с буквами *a*—*n*) и при прерывателе 100 колебаний (долины 2-й линии).
У первого индукционного аппарата *МТ* равен 42 см; сила раздражения во время опыта — 25 см. У второго индукториума *МТ* равен 34 см. Сила раздражения — 15 см. 3-я линия отмечает секунды.

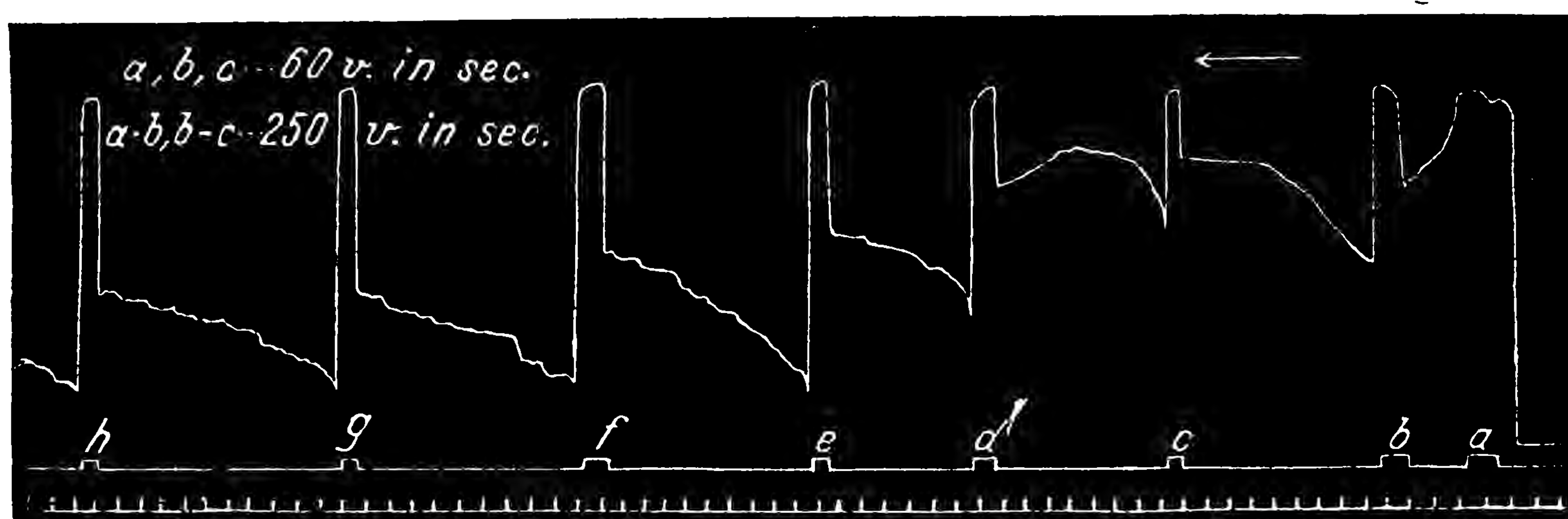
чился бы опять от первого раздражения. Нет, тогда тетанус от прерывателя 250 был бы еще ниже, чем он есть теперь.

в двух последних случаях. Опять же это, как и на кривой 48, следует объяснить тем, что в двух первых названных случаях данное раздражение падает на мышцу, описывающую вторичное тетаническое поднятие, следовательно, утомляющуюся через сокращение, между тем два последние случая представляют действие того же раздражения после промежутков времени, в течение которых она находилась в состоянии, близком к *Ps.*, следовательно, отдыхала с этой стороны. Поэтому неудивительно, что в конце этой кривой раздражение 100 колебаний дает такие же тетанусы (между *l* и *m*, между *m* и *n*), какие (*i* и *k*) в конце кривой 48 дает раздражение малой частоты.

В других, аналогичных с этим, опытах, вместо прерывателя 100 колебаний брались другие прерыватели, несколько большего (до 120) или несколько меньшего числа (не ниже 60) колебаний и сличалось таким же образом их действие с действием раздражения при прерывателе 250. Как правило, получалось то же самое.

Рассмотрим еще кривую 50.

Здесь во времена *a, b, c* . . . прерыватель в 250 колебаний заменяется прерывателем, колеблющимся сравнительно



Кривая 50. Смена частоты раздражения. Раздражение через прерыватель в 250 колебаний (камертон) сменяется во времена, соответствующие возвышенности 2-й линии (*a*—*h*), на прерыватель Гальске около 60 колебаний. Для последнего прерывателя *МТ* равен 48 см; сила раздражения — 34 см. Для первого прерывателя *МТ* равен 29 см; сила раздражения — 14 см.

очень нечасто, около 60 колебаний. Не только в последующих стадиях тетанизации, но и вначале, первая частота уступает последней в способности тетанизировать мышцу. При этом замечательно, что второй прерыватель во всех стадиях тетанизации дает почти одинаковой высоты тетанусы, в то время как под действием первого раздражения (250 колебаний) получается известная сложная кривая с вторичным и третичным поднятиями (ср. с кривой 31).

Только в совершенно исключительных случаях выходило наоборот, т. е. прерыватель, явившийся на смену 250 колеба-

ний, давал тетанус той же высоты или даже немного ниже. Но и эти исключительные случаи могут быть отнесены на счет того, что смена в таких случаях производилась несколько поздно, когда прерыватель 250 успевал развить утомление такой степени, которое уже не могло быть искуплено приложением затем раздражения более выгодной частоты. Очевидно, что в этих опытах случаи первого рода, с положительным результатом в смысле выставленного положения, говорят более, чем случаи отрицательные, противоречащие правилу.

Ввиду всех опытов мы можем поэтому с уверенностью говорить, что 250 лежит уже выше *Op.* частоты раздражения для свежей мышцы.

72. Но для этого поучительного факта не мешает привести доводы и другого рода. Опытно эти доводы могут быть даны двумя способами.

Во-первых, если верно это положение, что 250 колебаний представляют уже в некоторой степени *Ps.* частоты для свежей мышцы, то, очевидно, тетанизируя сначала мышцу сильными токами и потом ослабляя их до известной степени, можно получить более высокие мышечные сокращения (соответственно *Op.* силы раздражения), чем те, которые записывались вначале мышцей, совершенно свежей и при большей силе раздражения. Опыт и подтвердил это предположение. Как только тетанус под действием сильного раздражения начинал падать, производилось ослабление раздражения, и это ослабление поднимало тетаническую кривую *выше того, чем она была вначале, т. е. на высшей точке сокращения свежей мышцы* при очень интенсивном раздражении.

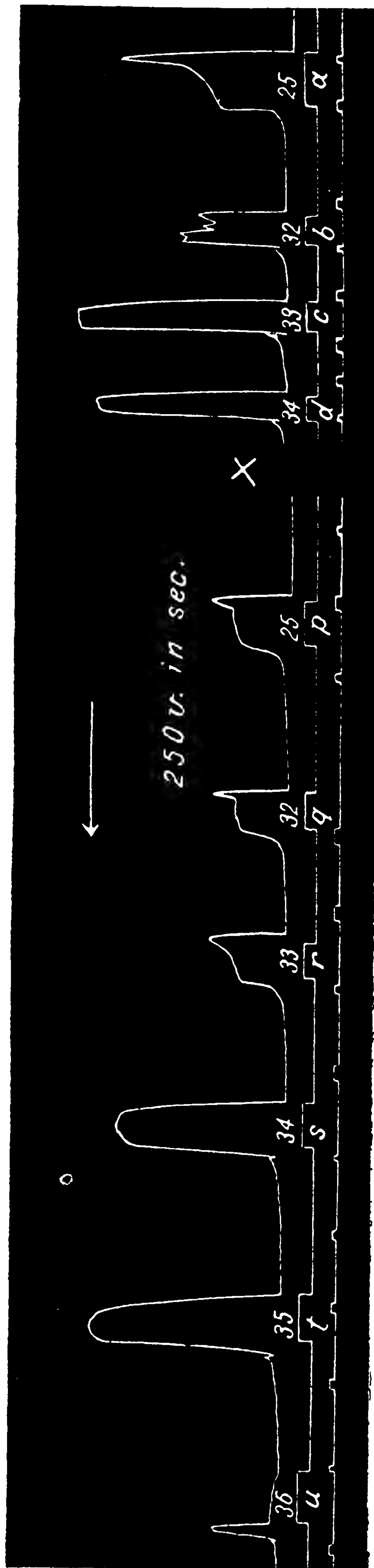
Во-вторых, можно рассчитывать то же самое подтвердить еще более рельефно, записывая непродолжительные тетанусы через некоторые промежутки времени сначала при очень сильном раздражении (раздражение силы *Ps.* по предварительному расчету, § 3), а потом при менее сильном раздражении, рассчитанном на *Op.* Так как здесь между записываемыми тетанусами будут лежать паузы, то можно ожидать, что раз-

ницы получатся еще больше, чем при ослаблении раздражения во время непрерывной тетанизации.

Кривая 51 представляет пример опыта, поставленного ввиду этого предположения.

Тетанус *a* записан на совершенно свежей мышце и при сильном раздражении. Он очень быстро падает. Он и тетанус *b* далеко отстают в высоте от тетанусов *c* и *d*. Между тем между *b* и *c* разница в силе раздражения заключается лишь в 1 см шкалы. И, однако, какая громадная разница в эффектах! За *Op.* силы раздражения надо тут признать 33 или 34 см.

Когда затем через минуту приблизительно был снова начат опыт, *Op.* силы раздражения оказался перемещенным еще ниже. Теперь самые высокие тетанусы получались при 34, 35 см, а 33 см раздражало так же, как и 25 или 32. Раздражение 36 дает очень малый тетанус (с конечным сокра-



Кривая 51. Раздражение мышцы через некоторые паузы токами разной силы при прерывателе 250 колебаний в 1 сек.; 2-я линия возвышенностями (*a*, *b*, *c*...) отмечает продолжительность раздражения, долинами — паузы. Между тетанусами *d* и *p* прошла довольно длинная пауза, во время которой цилиндр был остановлен. 3-я линия отмечает секунды.

MT = 37 см Цифры над *a*, *b*, *c*... означает силу раздражения в сантиметрах шкалы

щением, Endzuckung), напротив, потому, что оно очень слабо, ниже *Op.*[1]

Если производить опыты по тому и другому из этих двух способов при частоте 100 колебаний или ниже, то ослабление сильного раздражения никогда не поведет на свежей мышце к тетанусу, более высокому, как это имело место здесь при 250 колебаниях прерывателя.

73. Если при 250 колебаниях прерывателя тетанус не достигает уже полной высоты — частота раздражения становится для этого слишком велика, то естественно предположить, что может найтись такая еще более высокая частота, которая окажется способной привести свежую мышцу в состояние *Ps.* сразу, после короткого начального сокращения, как это делает по отношению к утомленной мышце частота, сравнительно умеренная (§ 25).

Так как в настоящих исследованиях я имел дело пока только с прерывателями, дающими не больше 250 колебаний в 1 сек., то я не могу на основании личного опыта ничего ска-

[1] Марей (Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris, 1868, p. 385), раздражая с помощью колеса-прерывателя, находил, что, когда скорость вращения достигала 250 перерывов, тетанус сильно падал (фиг. 125). Но он отнес причину этого к ослаблению индуцируемых токов при большой частоте их, причем ссылается на исследования Гильмена, по которому токи, замыкательные и размыкательные, следуя быстро друг за другом, начинают нейтрализовать друг друга. Когда Марей вынимал из первичной спирали железное ядро, то при последовательном увеличении скорости вращения прерывателя тетанус не только не падал, но усиливался (фиг. 126). Это явление он приписывал тому, что теперь индукционные токи, протекая скорее во времени, менее налегают друг на друга в противоположном направлении.

Эти явления Марея мы объясняем таким образом, что в опыте с железным ядром внутри первичной спирали раздражение было около силы *Ps.*, в опыте без ядра оно было ниже силы *Op.* Что индукционные токи не налегают еще чувствительно друг на друга не только при 250 перерывах, но и при гораздо высшей частоте, в этом легко убедиться посредством телефона или же мышечного тона на теплокровных.

зать об этом. Но перед нами очень богатая литература, где некоторыми исследователями применялись раздражения очень высокой частоты. Поэтому мы должны рассмотреть данные предыдущих исследователей по отношению к занимающим нас вопросам. Этому предмету и будет посвящен весь этот параграф.

Вопрос о частоте раздражения в отношении к состоянию *Ps.* не ставился, конечно, до сих пор в литературе, но он ставился зато в другой форме, что, может быть, приведет нас в результате к тому же самому, именно: существует ли верхняя граница частоты раздражения или же последнее можно делать беспредельно все более частым и все-таки вызывать посредством его эффекты возбуждения?

Первые опыты в этом направлении были произведены Массоном в 1837 г. Он действовал токами от машины Pixius на чувствующие нервы кошки и находил, что когда машина вращалась медленно, животное обнаруживало живую боль, когда же вращение ускорялось, животное успокаивалось.

Это было первое наблюдение, которое давало указания на то, что частая смена раздражающих импульсов может отказывать в эффектах возбуждения.[1]

Первое указание по отношению к нервно-мышечному аппарату дано в 1857 г. Гарлессом.[2] Он нашел, что «прерываемый

---

[1] Массон для объяснения принимает в нервной системе колебательное движение (un mouvement vibratoire): «В случае сильных и частых электрических толчков, каждое такое колебание, так как движения нервного вещества имеют малую амплитуду, не будет закончено прежде периодического появления новых электрических импульсов; нерв будет находиться в состоянии напряжения, особого параличного состояния, неспособный к произведению ощущения, которое могло бы быть обязано лишь движению колебательному в веществе нерва» (p. 32). Это объяснение интересно для сличения с объяснениями, данными позднее другими исследователями. См. главу X.

[2] Harless. Gelehrte Anzeigen d. bayer. Akad. d. Wissensch., XLV, S. 47, 1857.

гальванический ток приобретает действие постоянного», когда перерывы становятся меньше 0.0001 сек. Тетанус тогда исчезает. Он «появляется тотчас же опять при уменьшении числа перерывов».

Эти данные Гарлесса имели бы для нас большое значение, если бы они не расходились сильно с показаниями последующих многочисленных исследователей этого вопроса.

Все нижепоименованные исследователи наблюдали, что наступление тетануса все более и более затрудняется по мере того, как частота раздражающих импульсов становится выше. Обыкновенно в этих случаях наблюдается вместо тетануса одно начальное вздрагивание (Anfangszuckung). Однако дальнейшим усилением раздражения и при большой частоте удавалось большинству исследователей получить тетанус.

Это последнее обстоятельство указывает уже на то, что наблюдавшееся исследователями начальное вздрагивание и затем последующий покой мышцы во время продолжающегося раздражения не представляли состояния *Ps*. Если бы было это последнее, то от него к теганусу можно было бы перейти не усилением раздражения, а напротив, его ослаблением.

Доказательства тому же мы находим в следующем опыте Сеченова.[1] После начального вздрагивания «сделавшиеся латентными раздражающие толчки превращаются тотчас же в производящие тетанус, как только нерв вблизи места раздражения поляризуют слабыми токами (в смысле Пфлюгера)», т. е. при действии экстраполярного катэлектротона. Если бы это было состояние *Ps.*, то оно от такого воздействия не изменилось бы во внешних эффектах, напротив, поляризация могла бы вести к тетанусу лишь при действии анэлектротоном известной силы, как мы видели выше (§ 10).

Что наступление тетануса все более затрудняется, чем выше частота тетанизирующих токов, причина этому, по мнению

---

[1] Setschenow, Archiv f. d. ges. Physiologie, 1872, V, S. 118.

некоторых исследователей (Гильмен, Марей, Сеченов),[1] может быть чисто физического характера: недостаточная напряженность отдельных токов, составляющих прерывистый ток, когда число колебаний тока становится очень большим. Но когда исследователи брали сильные токи, они получали тетанусы и при очень высокой частоте раздражения.

Так Гейденгайн[2] при достаточной силе раздражения получал еще тетанусы, когда число перерывов постоянного тока он доводил до 2800 в 1 сек.; более же слабые раздражения уже раньше отказывали тетанизировать мышцу.

Бернштейн[3] получил на кролике тетанусы при раздражении индукционным током, когда прерыватель делал 1056 колебаний в 1 сек. При 748 колебаниях он слышал еще от мышцы ясно мышечные тоны.

Сеченов[4] при раздражении также индукционным током повышал частоту колебаний прерывателя до 990 в 1 сек.; на достаточно сильное раздражение лягушечий препарат реагировал у него также тетанусом.

Наконец, у Кронекера и Штирлинга[5] число колебаний индукционного тока (замыкательных и размыкательных вместе) доходило до 22 000 в 1 сек., и все-таки получались на лягушечьем препарате настоящие тетанусы.

Таким образом, судя по данным этих последних исследователей, могло бы казаться, что нет такой очень высокой частоты раздражающих импульсов, которая, если токи не слишком слабы, не была бы в состоянии дать тетанус на свежем препарате.

[1] Guillemin. Recherches experimentales sur l'induction volta-électrique 1861; цитировано в следующей за этим книге. — Marey. Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris, 1868, p. 387. — Setschenow, op. cit., p. 119.

[2] Heidenhain, Studien d. physiol. Inst. zu Breslau, 1861, I, S. 64.

[3] Bernstein, Archiv. d. ges. Physiologie, XI, S. 191.

[4] Op. cit., S. 115.

[5] Kronecker u. Stirling, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1878, S. 38.

Но это еще не значит, что и не может существовать тетанического раздражения столь большого числа импульсов, которое приводило бы мышцу сразу в состояние *Ps.*, или что это число импульсов должно быть еще выше, чем те числа, на которых останавливались эти исследователи. Этого думать совсем не следует. Граница pessimum'а частоты раздражения для свежего препарата может лежать гораздо ниже чисел, до которых доходили эти исследователи.

В самом деле, нам известно уже из изложенных выше опытов (а дальше выяснится и причина этого, главы IX и X), что для вызова состояния *Ps.* раздражающие токи должны иметь силу, не только достаточную для приведения мышцы в тетанус, но они еще должны быть по силе значительно выше *MT*. Когда *MT* у нас получался на данном индукционном аппарате в пределах 45—30 см, то для вызова состояния *Ps.* мы ставили вторичную спираль по крайней мере на 8—10 см ближе этого к первичной. Если *MT*, при другом индукционном расположении, был определен в пределах 20—15 см шкалы, то для получения состояния *Ps.* надо было ставить вторичную спираль все же хоть на 6 см выше этого.

В случаях приложения раздражения прямо к мышце, когда обыкновенно *MT* достигается при положении вторичной спирали около 10—7 см, было необходимо для получения раздражения силы *Ps.* ставить вторичную спираль, чтобы действовать наверняка, на 3—5 см выше от *MT*.

Применялись ли только что перечисленными исследователями настолько сильные раздражения при данной большей частоте, этого нельзя видеть из их изложения опытов. По отношению к тон-индукториуму Кронекера, который ему позволял брать очень большое число колебаний индукционного тока, можно сказать почти наверное, насколько мне известно по личным опытам с прибором самого автора, что этот прибор неспособен давать токов требуемой для нас интенсивности. По самому свойству конструкции этого прибора сила

индуцируемых токов не может быть значительно повышена выше известного предела.

Таким образом, опыты исследователей, которые доводили частоту раздражающих токов до очень высоких пределов и все-таки не встречали явлений, которые указывали бы нам на то, что они имели дело с *Ps.* частоты раздражения для свежей мышцы, эти опыты в настоящем их виде не дают определенных указаний для ответа на поставленный нами вопрос. Исследователь, по отношению к которому мы можем предполагать с некоторою вероятностью, что он имел дело с раздражением *Ps.* для свежего препарата,— это Энгельманн.[1] Он производил опыты над действием очень частых раздражений, употребляя в качестве последних перерывы постоянного тока, и находил, как и Грюнхаген,[2] работавший почти одновременно с ним и в довольно аналогичных условиях, что при известной частоте прерываемый постоянный ток переставал действовать как тетанизирующий, а вместо того начинал давать явления постоянного тока, т. е. действовать только в момент приложения раздражения. С усилением прерываемого постоянного тока все повышалось предельное число перерывов, при котором совершалось такое превращение в его действиях, и притом повышалось как со стороны краткости отдельных раздражающих толчков, так и со стороны краткости интервала между ними. Но вот что для нас интересно в опытах Энгельманна. Он исследовал такие предельные числа в зависимости от продолжительности раздражающего толчка (t), продолжительности интервала (t_1) и силы тока отдельно: *a*) для мышцы кураризованной; *b*) для мышцы, раздражаемой с нерва, и *c*) для самого нерва особо, употребляя, как показатель возбуждения последнего, отрицательные колебания его тока. При таких сравнительных определениях он нашел, что исследуемые факторы раздражения (продолжительность толчка, про-

[1] Engelmann, Archiv. d. ges. Physiologie, 1871, IV, S. 3.
[2] Gruenhagen, Archiv. d. ges. Physiologie, 1872, VI, S. 157.

должительность интервала и сила тока) должны быть взяты всего больше для случая *a* и всего меньше для случая *c*, чтобы прерываемый ток мог действовать еще как прерывистое раздражение. Другими словами, могут быть такая краткость толчка, краткость интервала и небольшая величина для силы тока, на которые, напр., препарат *b* (мышца, раздражаемая с нерва) отвечает уже как на постоянный ток, а препарат *c* (сам раздражаемый нерв) отвечает еще как на раздражение прерывистое.

Этот последний случай для нас крайне важен. Мышца при этом раздражении дает только вначале сокращение, «по нерву же еще постоянно проходят волны возбуждения».[1]

Из опытов, представленных у нас в главе IV, и из других опытов, имеющих быть изложенными в главе следующей, IX, можно видеть, что именно такое положение дела и должно быть при состоянии *Ps*. Волны возбуждения постоянно продолжают итти по нерву, но мышца неспособна на них реагировать и впадает в известное нам особое состояние.[2]

При какой частоте это у него получалось?

Если брать примеры, где отношение продолжительности толчка к продолжительности интервала было менее экстраор-

---

[1] Engelmann, op. cit., S. 26.

[2] Сам Энгельманн полагает, что в это время не происходит совсем передачи возбуждения с нервных окончаний на вещество самой мышцы. По его воззрению, чтобы могла пройти новая волна возбуждения, должно пройти некоторое время по миновании предыдущей волны; только тогда восстанавливается способность проведения: «Через передачу возбуждения с нервного окончания на поперечно-полосатое вещество отнимается (wird aufgehoben) временно эта способность передачи» (op. cit., S. 26).

Решительно оспаривать взгляд Энгельманна, конечно, трудно. К тому же мы и не беремся резко отличать, что принадлежит в явлениях собственно мышце, что — ее нервным окончаниям. Но его явления так же хорошо объяснимы, если их относить и прямо к мышце. Ведь и сама мышца, при непосредственном раздражении, довольно рано начинает у него относиться к прерываемому току, как к току постоянному. Ср. дальше главы IX и X.

динарно, именно: или 2 : 1, или, наоборот, 1 : 2, и где в то же время употреблялись для раздражения наиболее *сильные токи* (последние у него не превосходили обыкновенно по силе тех токов, которые дают только замыкательное сокращение), мы найдем, что наибольшая частота, до которой он мог доводить число перерывов постоянного тока, пока он действовал еще как тетанизирующий ток, не превышала 1500 перерывов в 1 сек. В одном лишь случае это было при 2014 толчков.

Таким образом, данные Энгельманна нам кажутся единственными в физиологической литературе, по отношению к которым можно предположить, что исследователь имел дело, при достаточной силе раздражения, с такой частотой его, когда может и на свежем препарате получиться состояние *Ps*.

Желательно произвести в этом направлении новые специальные опыты. Для этого выгоднее, конечно, применить индукционный ток. По силе он должен быть непременно значительно выше *MT*. Мы не сомневаемся ничуть, что такие опыты дадут положительный результат, т. е. найдутся такие числа для колебаний раздражающего тока, когда он будет приводить мышцу сразу, после отрывистого начального сокращения, в состояние *Ps*. Те моменты, которые препятствуют тетанусу при 250 колебаниях тока достигнуть полной высоты, должны давать себя знать все раньше и сильнее, по мере дальнейшего усиления частоты. Это представляется с нашей теоретической точки зрения совершенно неизбежным явлением.

74. Из предыдущего выяснилось, что тетанус мышцы может не достигать наивозможного для нее укорочения, несмотря на максимальную силу прерывистого тока, если не выполнены известные условия со стороны частоты раздражения. Последняя тогда или слишком высока, или, напротив, слишком мала.

Есть совершенно определенный признак, который отличает недоразвитие тетануса до максимальной высоты, вследствие того, что раздражение слишком часто, выше *Op.* частоты, от случая недоразвития тетануса по причине обратной, вслед-

ствие малой частоты, лежащей ниже *Ор.* При последнем условии тетанус нарастает очень постепенно, обнаруживает наклонность подняться все выше и выше при длящемся раздражении и, однако, все-таки никогда не достигает возможного максимума укорочения, так как раньше этого начинается истощение мышцы. (Таково редкое раздражение на кривых 47 и 48). При действии же первой причины он сразу почти достигает возможной при данной частоте высоты и стремится быстро упасть.

Ор. частоты раздражения лежит между этими двумя экстремами. Он перемещается все ниже и ниже в зависимости от истощения мышцы.

Однако желательно определить ближе, что можно признать за *Ор.* частоты по отношению к свежей мышце.

Ставя так вопрос, следует прежде всего иметь в виду, что мышца достигает одного и того же тетанического укорочения при очень разнообразной в известных пределах частоте. Разница лишь та, что, чем выше будет частота в этих пределах, тем скорее она достигает этого укорочения. Понятно, при этих условиях надо ставить вопрос об *Ор.* частоты в зависимости от наименьшего времени, которое потребует раздражение, чтобы довести тетанус до возможной максимальной высоты.

Конечно, дать какую-либо определенную цифру для потребного на то наименьшего времени трудно. Но можно было бы сказать, что это время не должно быть больше того времени, которое берут, напр., первые 10—20 импульсов, входящие в состав данного прерывистого тока. В самом деле, если это будет раздражение *Ор.* частоты, то 10—20 импульсов могут, накладывая друг на друга вызываемые ими одиночные сокращения, поднять тетанус до возможнейшего максимума.

Как видно, ставя вопрос, можно входить в большие тонкости. Но если принять во внимание, что *Ор.* частоты даже в отношении свежей мышцы может подвергаться значительным колебаниям в зависимости от многих других условий, к каковым, не говоря уже о температуре, времени года, и пр.,

надо причислить даже индивидуальность лягушки или даже самой мышцы, то станет очевидно, что входить в такую тонкую оценку явлений, подвергающихся колебаниям от многих и сложных условий, дело, совершенно лишнее. Точность определения была бы уже достаточно велика, если бы как minimum времени для приведения мышцы до максимума укорочения мы поставили, напр., 1 сек.

При возможности постановки вопроса лишь в такой общей форме и зная в то же время из предыдущих опытов, что *Op.* частоты раздражения для свежей мышцы должен лежать выше 30 и ниже 250 перерывов индуцирующего тока, мы пытались разрешить этот вопрос с прерывателем Гальске, изменяя по числу и записывая его колебания на быстро вращающемся цилиндре, как это делалось выше при определении *Op.* и *Ps.* частоты для мышцы, более или менее утомленной. Для этих опытов у нас был в распоряжении молоток Гальске, который можно было доводить до 120 колебаний в 1 сек. и уменьшать более или менее быстро число его колебаний.

Перед началом опыта прерыватель ставился на некоторое большое число перерывов, препарат тетанизировался около 0.5 сек. при этой частоте раздражения, и затем последняя изменялась довольно быстро вниз и вверх, как в случае кривых 46 и 47.

Такие опыты показали, что действительно, чем выше берется в указанных пределах частота раздражения для начала тетанизации, тем быстрее совершается поднятие тетануса до максимума укорочения мышцы. Но в то же время разницы во времени для сравниваемых случаев получаются настолько не велики, что проводить здесь разграничения является делом совершенно излишним. Так, напр., при прерывателе 120 колебаний, тетанус достигнет максимума несколько скорее, чем при 100 колебаниях, но быстрота нарастания тетануса в первом случае колеблется сама по себе значительно и не представляет по сравнению со вторым определенных, резких различий.

Тот же результат получается, если сравнивать действие той и другой частоты в указанных пределах по второму способу, т. е. сменяя моментально раздражение при прерывателе 120 на раздражение при прерывателе 100, или наоборот. Будет ли первый сначала действовать как раздражитель или второй, мышца очень быстро достигает до максимума укорочения, и тогда, при смене на раздражение другим прерывателем, тетанус в первых фазах тетанизации (1—2 сек.) не меняется от этого в высоте; только при дальнейшей тетанизации с действием прерывателя 120 связано несколько более быстрое падение тетануса, чем с действием прерывателя 100 колебаний. Другими словами, *мышца свежая реагирует и на частоту раздражения* 120 *и на частоту раздражения 100 одинаково — тетанусом максимальной высоты; только впоследствии, при развивающемся утомлении, сказывается более благоприятное действие раздражения меньшей частоты.*

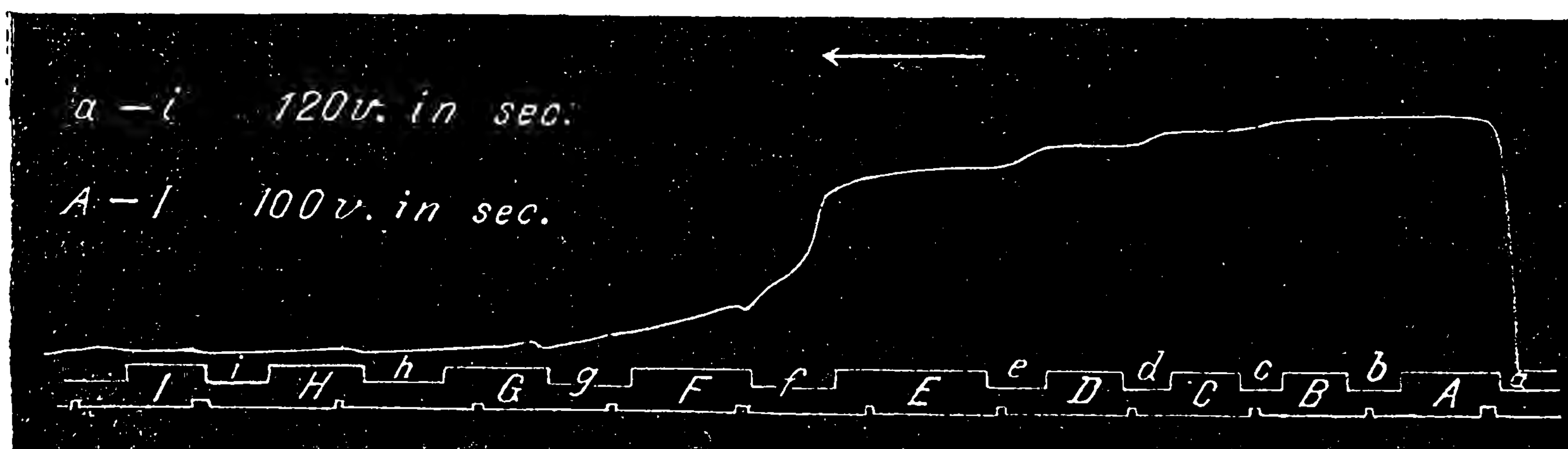
Этот факт представляет интерес ввиду известных аналогичных явлений при раздражении мышцы отдельными индукционными ударами (глава X).

Кривая 52 представляет пример к сказанному сейчас.

Сначала мышца тетанизируется при 120 перерывах первичного тока (*a*) и быстро достигает максимума укорочения; замена вслед затем на прерыватель 100 колебаний (*A*) и обратный переход к 120 перерывам (*b*), как и следующая тетанизация опять через 100 колебаний (*B*), не вносят никаких заметных изменений в высоте тетануса. Он вообще чуть обнаруживает наклонность к падению. Но 3-й переход (*c*) к частоте 120 сопровождается ясно выраженным падением тетануса, тогда как вслед за тем раздражение (*C*) через 100 перерывов стремится поддержать существующую высоту тетануса. Совершенно то же надо сказать о сменах *d, e* и *D, E.* Во время смены *f* прерыватель 120 производит сильное падение тетануса, но смена (*F*) на прерыватель 100 слегка повышает упавший тетанус. Однако, несмотря на эту разницу, и это последнее раздражение держит затем мышцу близ полного

расслабления, лишь слабо уступая первому раздражению в роли теперь раздражения *Ps*.

75. Из вышеизложенного можно уже усмотреть, что *Ор. частоты раздражения для свежей мышцы*, или та частота, посредством которой можно довести мышцу сильными индукционными токами в самое короткое время до максимума укорочения, *лежит выше 100 колебаний прерывателя и в то же время не определяется резкими границами*. Это потому, что,

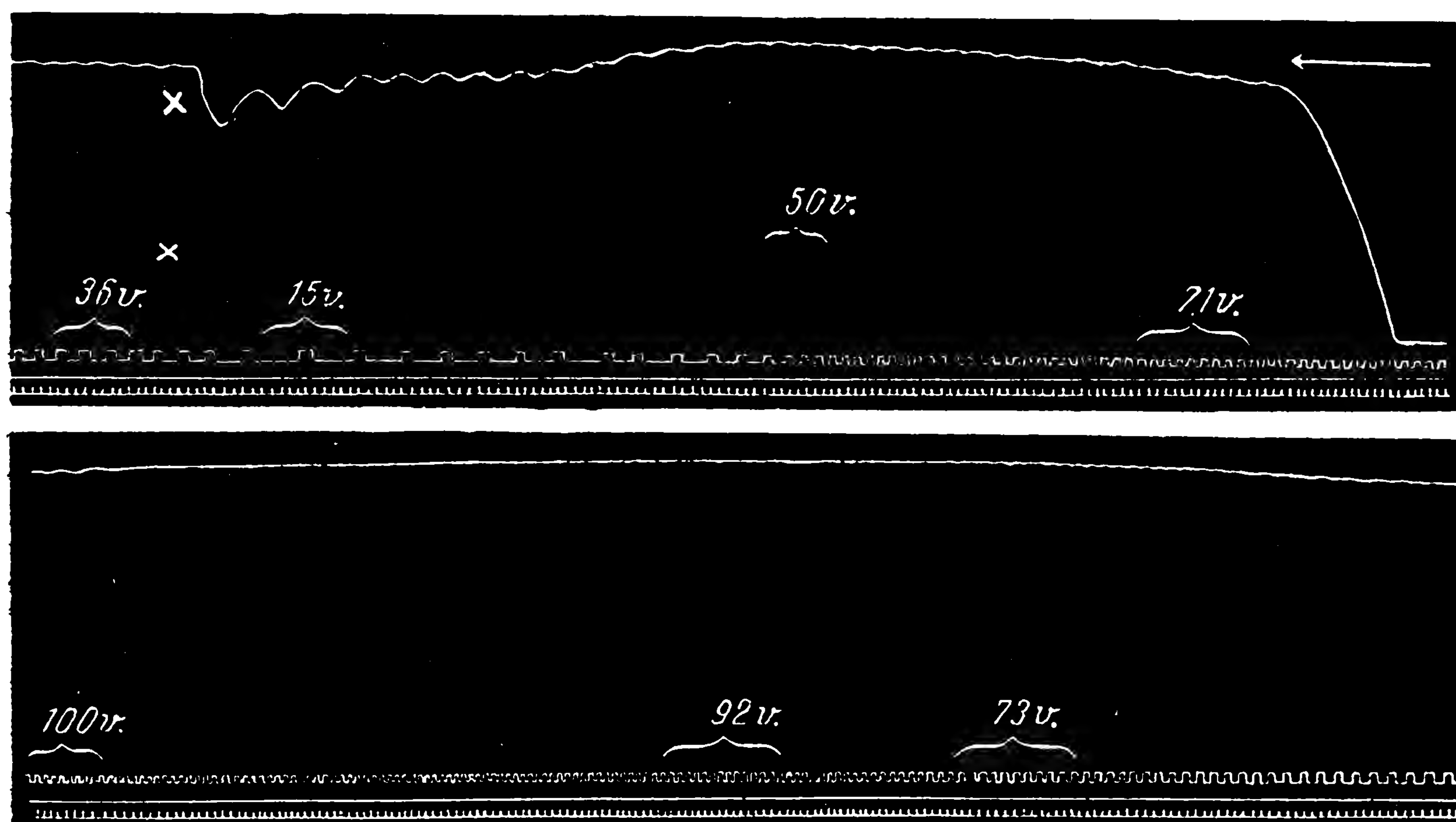


Кривая 52. Возвышенности 2-й линии соответствуют времени раздражения индукционным током при прерывателе 100 колебаний, долины — при прерывателе 120 колебаний. Смена одной частоты раздражения на другую производится по способу, указанному в §§ 20 и 69. Для индукционного аппарата с прерывателем 120 колебаний: *MT* = 23 см; сила раздражения во время опыта — 16 см. Для другого индукционного аппарата с прерывателем 100 колебаний: *MT* = 30 см; сила раздражения — 22 см.

с одной стороны, быстрота нарастания тетануса при данной частоте колеблется значительно, а, с другой стороны, вариации частоты около этого предела не сопровождаются никакими заметными колебаниями в высоте тетануса свежей мышцы. Но *Ор.* частоты не может лежать и значительно выше указанного числа, так как при 250 перерывах тетанус остается, видимо, ниже возможного для данной мышцы максимума укорочения; да и при частоте раздражения около 100 уже скоро начинают давать себя знать моменты утомления, которые и служат указанием на то, что мы находимся около предела.

Подтверждением этим последним словам служит кривая 53, которая заслуживает рассмотрения еще и в другом отношении.

Сначала мышца тетанизируется 71 колебаниями прерывателя. Тетанус постепенно поднимается. Но он не падает



Кривая 53. 3-я линия записывает посредством электромагнитного камертона и сигнала Депрэ колебания камертона 100 в 1 сек., 2-я линия — перерывы первичного тока (молотком Гальске), изменяющиеся в частоте. Между первой и второй половиной кривой сделана вырезка (*X*), соответствующая почти 1¼ сек., во время которой мышца раздражалась при небольшой частоте, от 15 до 30 колебаний прерывателя. Цифры над скобками обозначают частоту перерывов, высчитанную для этих элементов кривой.

сразу, когда начинают перерывы делаться реже, до 50 в 1 сек. Только при дальнейшем уменьшении числа колебаний происходит быстрое падение высоты тетануса. Затем, когда (во второй половине, после вырезки *x*) частота колебаний делается опять выше, он поднимается опять, при 36 ясно, при 73 слабо; при 92 он держится на максимальной высоте, но когда колебания доводятся до 100, он обнаруживает резко

выраженную наклонность к падению. В некоторых случаях такое падение при увеличении частоты выходило еще резче и не оставляло сомнений, что тут дело сводится именно к увеличению частоты выше *Op.* для данного состояния мышцы. Само по себе утомление не могло бы обусловить такого резкого изогнутия кривой, как здесь около 100.

Таким образом, приблизительно через 4—5 сек. тетанизации и здесь 100 перерывов первичного тока начинают действовать на тетанус, как 250 колебаний это делают уже по отношению к свежей мышце; между тем в то же время 90 колебаний и несколько меньшее число способно поддерживать еще тетанус максимальной высоты.

76. В этих опытах привлекает на себя внимание то обстоятельство, что при сравнительно очень большом числе раздражающих импульсов наблюдаются на высоте тетануса еще зубцы, т. е. одиночные вздрагивания, соответствующие частоте раздражения. Так, на последней кривой 53, пока вначале раздражение производится при 71 колебании прерывателя, тетанус делает отчетливо каждый раз зубец. Затем при 36 колебаниях прерывателя несплошная натура тетануса резко бросается в глаза. Но когда после этого прерыватель ставится на 73, то и эта частота раздражения дает еще ясно заметную зубчатую линию тетануса. Притом это явление наблюдается теперь почти *через 4 сек.* после начала тетанизации. Лишь при 92 перерывах миографическая линия утрачивает волнистость в соответствие частоте раздражения.

Таким образом, мне часто удавалось, не прилагая особых стараний, наблюдать в июне *до 75 зубцов в 1 сек. на высоте тетануса лягушечьей мышцы.* До 50 же одиночных сокращений в 1 сек. выходило очень отчетливо. Миографические приемы при этом оставались у нас обыкновенными (§ 23). Рычаг записывал, как всегда, мышечные сокращения увеличенными в 6.5 раза. Обращалось только внимание на возможно тонкую установку пишущего пера.

Факт этот заслуживает внимания, во-первых, ввиду положения этого вопроса в литературе, во-вторых, специально по отношению к результатам нашего исследования.

У Марея[1] тетанус той же самой лягушечьей мышцы (m. gastrocnemius) становится сплошным, неколеблющимся в ритм с раздражением, когда частота раздражения переходит за 28. (Между тем у нас иногда, как на кривой 47, мышца, даже утомленная, находившаяся перед этим уже в состоянии *Ps.,* делает отчетливо 28 сотрясений в 1 сек., менее ясно 33). Не останавливаясь на данных по отношению к мышцам птиц (до 70) и некоторых насекомых (до 330—440), уклоняющихся далеко, повидимому, от нормы для других животных, мы обратим внимание на числа, полученные для кролика.

Тогда как, по Ранвье,[2] белая мышца кролика может делать 357 отдельных сокращений в 1 сек., а красная до 56, по Кронекеру и Штирлингу,[3] первая дает сплошной тетанус, когда число раздражений переходит за 20—30 в 1 сек., а вторая уже при частоте раздражения 10 в 1 сек. Может казаться странным такое колоссальное разногласие по отношению к этому животному. Объясняется это, вероятно, тем, что два последних исследователя записывали мышечные *укорочения,* и притом увеличенными только в 2 раза; между тем Ранвье записывал *утолщения* мышцы при посредстве мареевского pince myographique. Может быть, к этому присоединялись еще менее выгодные условия внешней температуры в опытах двух последних исследователей, чем в опытах их предшественника. Для теплокровного животного, привязанного к столу, с фиксированной конечностью и пр., температура внешней среды может иметь еще большее значение, чем даже

1 Marey. Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris. 1868, p. 375.

2 Ranvier, Archives de physiol. norm. et pathol., 1874, p. 10.

3 Kronecker u. Stirling, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1878, S. 13.

для холоднокровного. Так как мне мимоходом и при довольно грубой регистрации приходилось записывать до 40 крупных зубцов на высоте тетануса кроличьей мышцы, то я склонен более в сторону показаний именно Ранвье. И это тем более, что лягушечья мышца, которая, конечно, не может считаться более подвижной, чем белая мышца кролика, оказывается у нас способной производить не совершенно сплошной тетанус при 75 перерывах тока.[1]

Данные Марея, с одной стороны, Кронекера и Штирлинга, с другой,— признаются в настоящее время в общей физиологической литературе устанавливающими ту частоту раздражений, при которой тетанус становится совершенно сплошным. Однако я решаюсь настаивать на точности приведенных здесь опытов и выразить уверенность, что с помощью еще более тонких и детальных в этом направлении опытов удастся проследить *миографически колеблющуюся натуру тетануса почти вплоть до Ор. частоты раздражения для свежей мышцы;*

[1] Мне кажется не вполне понятным и неубедительным то объяснение, которым Кронекер и Штирлинг устраняют значение результатов Ранвье. Они ссылаются на слова Марея (Du mouvement..., p. 263—264), что записывание посредством pince myographique одиночных мышечных сокращений связано с «deformation» кривой; поэтому они говорят: «следовательно, быстрые сотрясения тетанизированной мышцы могут через pince myographique с сравнительно большими амплитудами заставить колебаться пишущий рычаг и через это фальшиво представить (vortäuschen) значительные колебания в толщине мышцы» (op. cit., p. 18). Но ведь сам же Марей говорит, что движения колебательные, что касается их числа, верно передаются полиграфом. А здесь и важно число колебаний, а вовсе не форма каждого отдельного колебания, развитие которого во времени вовсе не представляет интереса для данного случая. Между тем это замечание авторов подало повод Германну устранить в известном «Handbuch der Physiologie» (Bd. I, 1, S. 43) значение опытов Ранвье. В позднейшей работе Кронекер (Archiv für Anat. u. Physiologie, 1879, Suppl. Band zu Physiol., Abtlg., S. 15—16) замечает по поводу указанного места у Германна, что им не отрицались верность показаний Ранвье, но что «волны *утолщения* не могут быть рассматриваемы как признаки непостоянного *укорочения».* Это последнее мнение нам кажется еще менее понятным.

выше этой частоты начинают действовать уже моменты, препятствующие тетанусу достигнуть полной высоты.

В самом деле, в опыте, представленном кривою 53, мы недалеки от этого. Тут при 73 перерывах тетанус является еще колеблющимся в ритм раздражения, а при 100 перерывах начинают уже вслед затем на кривой сказываться сейчас упомянутые вредные моменты. При 250 перерывах последние, как мы видели, выражены уже сильно даже на совершенно свежей мышце. Значит, *Op.* частоты раздражения лежит немного выше 100; следовательно, дойти до него с миографическим изображением колеблющейся натуры тетануса представляется делом не особенно далеким.

Мы настаиваем на возможности и важности этого факта, потому что, если он будет установлен, тогда, с одной стороны, механические изменения мышцы во время тетануса, а с другой стороны, ее внутренние молекулярные процессы за то же время будут приведены в полное согласие и параллель, что в настоящее время сильно оспаривается, как известно.[1] Почему это становится возможным и почему именно колеблющаяся натура тетануса может быть прослежена миографически только до *Op.* частоты раздражения, как мы понимаем этот термин,— это будет видно из данных следующей главы. Исходя именно из теоретических соображений, на основании этих данных, нами было сделано предположение, что частота раздражения 250 колебаний в 1 сек. должна уже вредно отражаться на высоте тетануса. Это предположение опыты и подтвердили в очень выразительной и разнообразной форме, как было изложено (§§ 70 и 71).

77. Сейчас изложенные факты и предположения не гармонируют с теми взглядами, которые были высказаны в литературе по отношению к складыванию (superpositio) одиночных

---

[1] Kronecker u. Stirling, op. cit., S. 19—25, глава: «Sind die Schwingungen der tetanisirten Muskeln nothwendige Begleiter und Merkmale des discontinuirlichen molecularen Zustandes, welcher den Tetanus characterisirt?».

сокращений в тетанус. Исходя из данных Гельмгольца, что наивысшее укорочение мышцы при сложении двух одиночных сокращений получается тогда, когда второе наложенное сокращение отходит от вершины первого, для чего второе раздражение должно следовать за первым приблизительно через $^1/_{20}$ сек.,— составилось мнение, что *самым выгодным* в отношении эффекта сокращения должно быть ритмическое раздражение из 20 импульсов в 1 сек. Такое мнение, напр., высказывал Сьюолл [1] в цитированной уже выше статье, к такому мнению не раз склонялся Кронекер,[2] и оно проводится иногда в учебниках физиологии.[3] И такое мнение казалось особенно привлекательно потому, что и естественное сокращение принято считать происходящим от такого же приблизительно числа импульсов. Но тут, очевидно, скрывается недоразумение. Теоретические выводы могут быть сделаны совершенно правильно, но они тем не менее могут не оправдываться опытом на тех сложных явлениях, для которых они рассчитаны. Из той же работы Сьюолла видно, что углубление между двумя сложенными одиночными сокращениями исчезает лишь при интервале 0.026 сек.; значит, и по нему, для произведения полного тетануса необходимо около 39 раздражений в 1 сек. Кронекер [4] говорит, что «20 submaxim'альных раздражений как раз достаточно, чтобы также и мышцу теплокровного привести в *умеренный* равномерный тетанус», но почему же брать непременно submaxim'альные раздражения и рассчитывать лишь на умеренный тетанус? Опыты Гельмгольца с наложением друг на друга сокращений производились при употреблении максимальных раздражений. Да и вообще лучше иметь дело с этими более определенными и постоянными раздражениями.

---

[1] H. Sewall, Journ. of Physiology, II, 1879, p. 164.

[2] Kronecker, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1878, S. 3; 1879, S. 16.

[3] Напр.: Hermann. Lehrbuch der Physiologie. 8-te Aufl., Berlin, 1886, S. 253.

[4] Kronecker u. Hall, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1879, S. 16.

Однако числа, полученные нами, когда все еще наблюдается тетанус, колеблющийся в ритм с раздражением, слишком велики (75 в 1 сек.), значительно выше того, что дано Сьюоллом для произведения полного тетануса (38.8 в 1 сек.) на основании его опытов накладывания двух сокращений. Мы не видим другой возможности объяснить полученные нами факты, как сделав предположение, что мышца, по мере удаления своего во время тетануса от положения покоя, изменяет свою способность вибрировать в таком направлении, что во время тетануса ее единичные акты укорочения протекают скорее, чем около абсциссы, представляющей ее длину в покое. Такое предположение у нас составилось при рассматривании зубцов несплошного тетануса. Может быть, к этому присоединяется еще новый момент, именно: возникновение нового импульса, предположим, влияет в известной степени ускоряющим образом на протекание акта предшествующего возбуждения.

Пока это все предположения, но которые нам кажутся заслуживающими экспериментальной поверки. Если они подтвердятся, то по отношению к механическим действиям сокращающейся мышцы будут сделаны прибавки, представляющие значительный теоретический интерес.[1] Но едва ли и в настоящее время возьмется кто-нибудь с уверенностью утверждать, что мышца, сильно укороченная, представляется и в отношении восприятия нового возбуждения и в отношении протекания единичных актов укорочения совершенно такою же, как мышца покоящаяся. Явления наложения двух сокращений, как они констатированы Гельмгольцем, еще недостаточны для решительных суждений об этом; тем более, что последующими исследователями, производившими те же опыты

[1] Когда тетанус достигает, однако, наивысшего укорочения, кривые одиночных сокращений в нем начинают делаться опять менее круто изогнутыми, чем при некоторой меньшей величине укорочения. Если и это наблюдение, как и предыдущее, будет установлено специальными опытами, то эти явления получат известное значение для уяснения механических свойств сокращенной мышцы.

(Сьюолл, Кронекер и Галль), найдены, независимо друг от друга, уклонения от правил, данных Гельмгольцем. Что дело стоит здесь не так просто, можно видеть, между прочим, и из следующего. Рише[1] утверждает, что после одиночного сокращения скрытое время раздражения для следующего возбуждения получается короче, чем обыкновенно. Кренекер и Галль[2] независимо от него около того же времени заметили совершенно аналогичное явление. Подобных этому уклоняющихся фактов нельзя игнорировать, когда приходится рассуждать о том, как слагается тетанус из одиночных возбуждений.

Поэтому мы указываем еще раз на необходимость и интерес прямого исследования того, как одиночные сокращения модифицируются во время тетануса в зависимости от его высоты и частоты импульсов. И еще раз высказываем наше

---

[1] Richet, Archives de physiol. norm. et pathol. 1879.— Kronecker u. Hall, Archiv fur (Anat. u.) Physiol., 1879, S. 11.

[2] Интересно обратить внимание еще на следующее. Несомненно известно, что мышцы некоторых насекомых во время тетанического укорочения производят громадное число отдельных сотрясений. Ляндуа и Марей при частоте раздражения выше 300—400 наблюдали еще неполные, несплошные тетанусы. Между тем, когда Ролле (Sitzungsber. d. Wien. Akad., 3-te Abt., 1884, Bd. LXXXIX, S. 346) исследовал недавно одиночные сокращения и скрытое время раздражения у некоторых жуков (Dytiscus, Hydrophilus, Melolontha), то числа получились хотя несходные для разных родов, но вообще далеко не малые. Так, всего меньше числа для Dytiscus, и однако: время скрытого раздражения 0.017 сек., продолжительность одиночного сокращения 0.112 сек., а продолжительность восходящей части 0.055 сек. Больше, чем соответственные числа для лягушки.

Правда, числа Ролле относятся не к тем насекомым, для которых получены числа Ляндуа и Марея. Да, кроме того, следует предположить, что у одного и того же насекомого не все мышцы обладают одинаковою подвижностью, как это доказано для некоторых позвоночных. По Грютцнеру, даже в каждой лягушечьей мышце есть двоякого рода мышечные волокна, нечто вроде того, что у кролика рассортировано в белые и красные мышцы. Это обстоятельство не следует упускать из виду. Но при всем том, допуская большую разницу у насекомых в физиологических свойствах разных мышц, невольно поражаешься громадной несоответственностью чисел Ролле, с одной стороны, Марея и Ляндуа, с другой.

убеждение, что одиночные колебания во время тетануса в ритм раздражения можно будет проследить миографически вплоть до *Ор.* частоты раздражения. Дальше этого проследить на этом пути прерывистую и в механическом смысле натуру тетануса нельзя лишь по причине сложности явлений выше указанной границы (как будет видно из следующей главы), а не потому, что за этой границей изменяется принципиально ход явлений, т. е. что тетанус теряет в механическом отношении колеблющийся характер.

Точно так же, несмотря на противоречащие нам данные в литературе по отношению к зависимости высоты тетануса от числа раздражений, мы смеем утверждать и с этой стороны правильность наших определений *Ор.* частоты. Правда, здесь говорят против нас не только теоретические соображения, но и прямые опыты. Бор [1] довольно подробно исследовал влияние частоты раздражения на высоту тетануса и находит, что в пределах от 13 до 93 раздражений в 1 сек. (дальше этого число раздражений не заходило) высота тетануса в зависимости от частоты ясно не изменяется, остается наибольшей, — только увеличивается скорость поднятия тетануса. Однако мы думаем, что производить сравнительные опыты на разных мышцах или на одной и той же, но тетанизируя ее через известные паузы разной частотой,— подобный прием едва ли ведет к точным результатам. Необходимо на одной и той же мышце, при непрерывной тетанизации ее, менять быстро период раздражения; только такие способы исследования, как 2 примененные нами, ведут к бесспорным результатам. В самом деле, напр., достаточно только взглянуть на кривую 48, чтобы получить несомненное убеждение, что тут 20 раздражений в 1 сек. ни в какой фазе тетанизации, даже при *d*, не доводят мышцу до той высоты сокращения, до которой способно довести ее более частое раздражение. В том же убеждает по другому способу у нас кривая 47. Против

[1] Bohr, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1882, S. 260.

этих опытов можно сказать одно, что они производились в летние теплые месяцы. Но раз делаются определения границ, необходимо наметить их настолько широко, чтобы они вмещали в себя колебания внешней температуры, если это возможно. Поэтому мы и можем сказать, что 20 раздражений в 1 сек. лежат ниже той частоты раздражения, которая способна довести мышцу до максимума укорочения. Если бы зимой и встретились иногда исключения, то ради их мы все-таки не решились бы нарушать те крупные подразделения раздражения со стороны частоты, которые мы намерены сейчас сделать и которые возможны, при сложной зависимости самих классифицируемых явлений, только в крупном масштабе.

78. Вышеизложенное показывает, что электрическое раздражение мышцы с нерва действует в зависимости от его частоты далеко не одинаково, даже при одной и той же, притом максимальной, силе его.

Опыты дают основание отличать 3 градации частоты раздражения (подразумевая максимальную силу его и относя числа к мышце лягушки, раздражаемой с нерва).

1. *Низкая частота раздражения.*

a) Всего типичнее около 20 раздражений в 1 сек. и ниже.

b) Тетанус нарастает очень медленно; обыкновенно он не достигает никогда максимальной высоты укорочения для данной мышцы и переходит потом в медленное падение, вследствие истощения ее.

c) Смена силы раздражения во время тетанизации не дает явлений *Ps.* и *Op.* в известном значении.

2. *Средняя частота раздражения.*

a) Выше 60, ниже 200. Всего типичнее около 100.

b) Тетанус нарастает довольно скоро и тем быстрее, чем частота в этих пределах дальше от нижней границы. Максимальное укорочение мышцы, переходящее скоро в расслабление, за которым следует вторичное, а иногда также третичное поднятие.

c) Смена силы раздражения в дальнейших стадиях тетанизации дает явления *Ps.* и *Op.*

3. *Высокая частота раздражения.*

a) Типично от 250 вверх.

b) Тетанус нарастает очень быстро, но никогда не достигает максимума укорочения мышцы; затем он переходит после временного расслабления во вторичное (и третичное) поднятие.

c) Явления *Ps.* и *Op.* силы раздражения имеют в известной степени место уже и на свежей мышце.

В промежутках между намеченными границами возможны в разной степени переходные явления в зависимости от разных условий (температуры, времени года, индивидуальности и пр.).

В следующей главе мы дополним эту характеристику трех градаций еще данными по отношению к молекулярным явлениям, сопровождающим процессы возбуждения. Тогда же выяснится значение этой классификации для всякого случая раздражения, и при submaxim'альной силе его и для утомленной мышцы.

79. Теперь является крайне интересным для нас вопрос: как относится кураризованная мышца к частоте раздражения?

Нас интересовало в этих опытах прежде всего принципиальное решение вопроса: количественные отношения представляли второстепенный интерес.

Кураризованная мышца представляет по общему характеру то же отношение к частоте раздражения, как и мышца, раздражаемая с нерва, именно: утрачивая при утомлении способность отвечать на частое раздражение сокращением, она сохраняет долго способность отвечать на раздражение редкое.

Это можно было констатировать по тому и другому из применявшихся нами выше способов.

Когда это производилось последовательным изменением частоты раздражения, то предварительно молоток Гальске ставился на большое число колебаний, определялся *MT*, затем индукционная катушка ставилась на такое расстояние, при котором мышца могла давать сильный тетанус. Начина-

лось раздражение, тетанус через известное время сильно падал и тогда требовалось ослабление частоты раздражения. При некотором значительном понижении частоты расслабленная мышца начинала сильно сокращаться. В этих явлениях замечалась та именно разница от соответственных явлений при раздражении с нерва, что здесь надо было для достижения такого эффекта произвести очень сильное уменьшение частоты раздражения (до 20 приблизительно). Обыкновенно, при вывинчивании винта над молотком Гальске, эффект этот выступал сразу в виде очень крутого поднятия тетануса, точно дело шло о внезапной смене раздражения; т. е. другими словами: здесь не замечалось той последовательности в поднятии тетануса при убывающей частоте, что мы видели на кривой 7. Понятно, когда начиналось затем снова увеличение частоты раздражения, тетанус опять падал.

Однако эти опыты удавались трудно, между тем как подобные опыты при раздражении с нерва идут крайне легко. Это объясняется, вероятно, непостоянством *МТ* в зависимости от утомления для кураризованной мышцы (§ 36). Вследствие этого, иной раз опыт может не удаться потому, что раздражение было взято для данной мышцы слабое и теперь оно стало недостаточно; другой раз потому, что оно было взято очень сильное и действовало разрушительно на вещество мышцы.

Ввиду последнего обстоятельства, здесь было еще более необходимо, чем при раздражении с нерва, устранить сомнение, что сильные сокращения расслабевшей перед этим мышцы не происходят оттого, что при понижении числа колебаний прерывателя отдельные индукционные удары прерывистого тока становятся сильнее. Это сомнение было устранено мною так же, как и там. Перед опытом определяется для данной мышцы *МТ,* с одной стороны, для случая, когда прерыватель Гальске был поставлен на большое число колебаний, с другой стороны, — для случая малого числа колебаний. Выгода оказывалась в пользу последнего, т. е. *МТ* получался для него ниже на шкале аппарата. Но разница была невелика, лишь

в несколько миллиметров. И можно было доказать, что этой разницей описанного явления объяснять нельзя. Именно, если поставить вторичную спираль на то деление шкалы, которое найдено, как *МТ* при большой частоте колебаний молотка, на самом же деле производить тетанизацию мышцы при малом числе перерывов тока, то даже на свежей мышце не получается такого сильного тетануса, какой можно вызвать по вышесказанному на утомленной, сделав частоту раздражения реже. Следовательно, описанного опыта нельзя объяснять таким образом, что во время тетанизации частым раздражением мышца настолько понизилась в раздражительности, что данная сила раздражения для нее становилась ниже *МТ;* а когда колебания прерывателя сделались реже, то вместе с этим сила отдельных индукционных токов настолько возросла, что они теперь стали для мышцы выше *МТ* и потому могут вывести ее из расслабленного состояния снова к деятельности.

Что так явление объяснять нельзя, это видно также и из опытов, произведенных по второму способу — моментальной смене сильного раздражения одной частоты на сильное же раздражение от другого индукционного аппарата с другой частотой раздражения.

Эти последние опыты производились на кураризованной мышце так же, как и при раздражении с нерва; следовательно, нет надобности входить в описание постановки опытов.

Явления наблюдаются по этому второму способу в высшей степени постоянно. Тогда как во время тетанизации частым раздражением мышца очень скоро расслабляется и перестает сокращаться, моментально приводимое на смену редкое раздражение (25 и ниже) продолжает давать очень долго тетанусы значительной и довольно постоянной высоты. Одним словом, получается известная уже нам картина моментальной смены частоты раздражения.

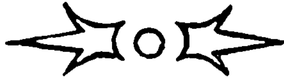
Но в частностях здесь опять наблюдаются некоторые особенности, которые заслуживают внимания. Раздражение большого числа колебаний скоро, повидимому, утрачивает всякую

способность действовать на мышцу. Раз под действием его мышца перестала сокращаться, его можно прекратить ненадолго, возобновить, — эффекта оно не дает уже никакого. Между тем при раздражении с нерва возобновление раздражения *Ps.,* после самого короткого перерыва его, ведет непременно к сокращению, хотя летучему только (§§ 42, 25). Здесь же раздражение, несмотря на значительную высоту его над определенным первоначально *МТ,* оказывается теперь совсем недействующим. Если же дать мышце очень продолжительный покой (много минут), она получает в некоторой степени снова способность отвечать на это раздражение.

И замечательно: в то же время отношение мышцы к редкому раздражению почти не изменяется. Это сказывается не только тем, что такое раздражение, являясь на смену частому, продолжает, как замечено уже выше, долгое время давать тетанусы довольно постоянной высоты, но также и в том, что *МТ* для редкого раздражения за время такого опыта меняется очень мало. Положим, *МТ* для него перед опытом был 6 см. После такого опыта он переместился только к 5 см. В то же время частое раздражение не отвечает и на силу раздражения,— равную 0 см индукционного аппарата: оно производит такое впечатление, как будто теперь оно, приложенное к мышце, сразу без всякого вздрагивания в начале приводит ее в состояние *Ps.*

Такая особенность опытов на кураризованной мышце представляет значительный интерес и требует объяснения. Можно будет высказать лишь некоторые предположения (глава IX).

Но для нас важна не эта частная особенность, а напротив, принципиальное сходство отношения мышцы, раздражаемой с нерва и прямо, к частоте раздражения. Важность этого факта выяснится из следующей главы.



ГЛАВА IX

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ МЫШЦЫ И НЕРВА ПРИ OPTIMUM И PESSIMUM РАЗДРАЖЕНИЯ

80. Электрические явления, сопровождающие возбуждение, служат вместе с тем и выразителями его, так что состояние возбуждения можно наблюдать вместо мышечных сокращений посредством отрицательных колебаний или токов действия мышцы и нерва.[1] Значит, изучение последних при условиях раздражения *Op.* и *Ps.* является желательным и со стороны проверки с помощью другого метода, а вместе с тем и со стороны приращения точек зрения на самые явления.

Ближайшая выгода от такого изучения должна представляться в том, что через это дается средство исследовать явления возбуждения отдельно и на нерве и на мышце, между тем как раньше о возбуждении первого мы могли судить только по показаниям последней, и лишь окольным путем, с помощью разных вспомогательных приемов, приходить к заключению, что в исследуемых явлениях падает на долю нерва, что на долю мышцы.

Поэтому первый вопрос, который мы поставили гальванометрическому исследованию, заключался в том: можно ли на нерве, в виде отрицательных колебаний его тока, наблюдать явления, соответствующие *Op.* и *Ps.*, в показаниях мышцы?

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 152.

Непосредственно за этим должен был следовать другой вопрос: что даст мышца при раздражениях силы *Op.* и *Ps.*, если за выражение ее действий мы примем отрицательные колебания ее тока?

Этими вопросами занимался по моему предложению и при моем содействии г. Орнштейн.

Для опытов служил зеркальный апериодический видемановский гальванометр. Покоящийся ток, когда он был достаточно силен, компенсировался известным образом. Во всех опытах определялся сначала минимум силы тетанического раздражения, дающий эффекты от отведенного препарата на гальванометре.

По отношению к занимающим нас теперь вопросам главный результат этих опытов заключался в том, что на нерве, в виде его отрицательных колебаний тока, не наблюдается никаких явлений, соответствующих *Op.* и *Ps.* в показаниях раздражаемой через него мышцы. Как бы долго ни раздражался нерв, в каких бы пределах *во время раздражения* ни подвергалась колебаниям сила тетанизирующих индукционных токов, наблюдались только явления, усиливающиеся или ослабевающие в одном направлении с усилением или ослаблением раздражения. Получалось в общем то же при этих колебаниях силы раздражения во время раздражения, что получал И. И. Мюллер [1] в лаборатории Фика, когда он через некоторые промежутки времени прикладывал к нерву раздражения то более или менее сильные, то более или менее слабые.

Совсем не то получается, если, тетанизируя по предыдущему нерв, мы отводим к гальванометру мышцу. Эта последняя при смене силы раздражения во время самого раздражения дает при гальванометрическом способе наблюдения совершенно ту же картину явлений, что и при миографическом.

---

[1] I. I. Müller, Untersuch. aus d. physiol. Laborat. d. Zürich. Hochschule, **Wien**, 1869, S. 98.

Сходство явлений настолько полно, что, имея уже большую практику в последнем способе исследования этих явлений, я мог, смотря в зрительную трубу гальванометра, говорить безошибочно, куда передвигалась в данное время без моего ведома индукционная катушка, в направлении ли к *Op.* раздражения или в сторону токов силы *Ps.*

Мышца в этих опытах была всегда более или менее сильно вытянута под отводящими электродами. Поперечным разрезом служил или ее «естественный разрез» или искусственный, полученный термическим или химическим воздействием на известную часть ее. Результат по существу дела оставался один и тот же.

Имея в виду одно теоретическое представление (ниже, глава X; Бернштейн. Untersuchungen über d. Erregungsvorgang, S. 123), я задавал себе вопрос, не обнаружит ли гальванометр на мышце при раздражении *Ps.* чего-либо несоответствующего ее сократительным реакциям, напр., столь сильного отрицательного колебания, длящегося все время раздражения *Ps.,* чтобы стрелка гальванометра не только дошла до нуля, но и перешла за нуль. Однако ничего подобного не наблюдалось. Не наблюдалось также и того, чтобы при внезапной смене раздражения *Op.* на *Ps.* не только убыло в величине отрицательное колебание, но даже получилось бы некоторое положительное колебание тока. Во всех случаях отрицательные колебания увеличивались и ослабевали в силе совершенно параллельно с тем, как усиливаются и ослабевают мышечные сокращения на миограммах при сменах раздражения *Ps.* на *Op.,* и обратно. Как там во время *Ps.* оставалось обыкновенно некоторое слабое остаточное сокращение, так и здесь оставалось то, что можно было бы назвать в соответствие этому «остаточное отрицательное колебание тока».[1]

Таким образом, гальванометрический способ исследования

---

[1] Ср.: du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, S. 412, 536.

явлений не прибавил ничего существенно нового. Он дал подтверждения к заключению (глава IV), сделанному на основании других доказательств, убедительных впрочем самих по себе, что условия для явлений *Ps.* и *Op.* развиваются не в нерве. С другой стороны, эти опыты доставили еще новый пример, и в очень исключительных условиях, для довольно общепринятого положения, что электрические явления, сопровождающие физиологическое возбуждение, могут служить и его выразителями. Но то обстоятельство, что наблюдение явлений возбуждения мышцы через гальванометр не обнаруживает ничего нового и отличного от того, что мы знаем о ней по ее сократительным реакциям, это обстоятельство своей отрицательной стороной будет иметь для нас значение при теоретическом обсуждении предмета (глава X).

81. Мои прежние телефонические исследования показали,[1] что, если все усиливать частоту тетанического раздражения, то лягушечья мышца при сравнительно не очень высокой частоте раздражения перестает отвечать своими собственными вибрациями на все число импульсов, сообщаемых ей от индукционного аппарата: она перекомбинировывает их в тон, на октаву, квинту более низкий, или же чаще выражает их очень низким по высоте шумом, который в лучших случаях (когда прерыватель индукционного аппарата действует правильно) сходен с тоном естественного сокращения мышцы. В очень редких случаях вместо этого шума слышался от мышцы через телефон «рокот» — явление, еще более низкое по высоте периодических колебаний. Получится ли то, другое или третье от мышцы вместо тона, соответствующего раздражению, это зависит, с одной стороны, от частоты раздражения, с другой стороны, от степени свежести или утомления мышцы. Чем выше тон прерывистого раздражения и чем больше утомлена мышца, тем более шансов услышать от мышцы вместо музыкального тона шум.

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 21—26 [*30—36*].

Так, 250 колебаний в 1 сек. лягушечья мышца никогда не в состоянии воспроизвести соответственным тоном. В самые первые моменты тетанизации *свежей* мышцы через телефон слышен тон на октаву ниже; но это явление летучее, которое сейчас же уступает место указанному шуму.

При прерывателе у индукционного аппарата 100 колебаний в 1 сек. в начале тетанизации (опять же свежей мышцы) слышится музыкальный тон, не столь отрывистый и чаще стоящий в соответствии с прерывателем, но потом опять мышца издает в телефоне только шум и шум.

Если поставить молоток Гальске как прерыватель на частоту колебаний 70—90, то получаются в телефоне по общему характеру те же явления, что и с предыдущим прерывателем. Первое только время мышца издает музыкальный тон, а потом при продолжении раздражения или при повторении его место этого тона занимает тот же известный шум.

«Наконец, — говорил я в заключение описания этих явлений, — можно сказать вообще, что продолжительно и с уверенностью можно слышать от лягушечьей мышцы звук, стоящий в прямом соответствии к раздражающему тону только при той частоте его, при которой деликатные миографические приемы открывают еще зубчатость на высоте кривой тетанического раздражения».[1]

Таким образом, мне было известно из прежних опытов, что уже и при той частоте раздражения, с которой мы наичаще имели дело в настоящих исследованиях, в мышце могут совершаться своеобразные процессы трансформирования периода действующих на нее импульсов, и притом в некоторой зависимости от утомления. Так как в то же время известные уже из вышеизложенного опыты показали, какое важное значение для происхождения явлений *Ps.* и *Op.* имеет частота раздражения, то мне казалось в высшей степени интересным исследовать телефонически внутренние периодические про-

[1] «Телефонические исследования...», стр. 23 [*32*].

цессы, совершающиеся в мышце во время тетануса, в зависимости от раздражения силы *Ps.* и *Op.* И это было желательно тем более, что в своих прежних телефонических исследованиях я обыкновенно брал для раздражения довольно сильные токи и совсем не подвергал специальному анализу вопрос о зависимости периодических процессов тетанического возбуждения мышцы от силы раздражения при данной постоянной частоте его.

Действительно, когда поставлены были новые телефонические опыты в этом направлении и в интересах настоящего исследования, они дали результаты, которые заслуживают самого серьезного внимания.

Так как метод исследования, отведение мышцы к телефону и пр. были те же теперь, что и в прежних моих опытах, то я не буду входить в описание этой стороны новых опытов и прямо перехожу к изложению их результатов.

Как общий результат опытов оказалось следующее:

Период тетанического возбуждения мышцы при непрямом раздражении находится в сильной зависимости от силы раздражения при данной частоте: число периодических вибраций мышцы растет в известных пределах с силою раздражения и падает с ослаблением последнего.

82. Чтобы пояснить сейчас сказанное примерами, мы возьмем сначала случай, когда прерывателем первичной цепи поставлен камертон в 250 колебаний в 1 сек.

Если бы мы сразу стали тетанизировать с нерва мышцу, отведенную к телефону, сильными токами, то мы и услышали бы в телефоне то, что указано выше: в начале летучий музыкальный тон, но тон более низкий, чем тон прерывателя (обыкновенно на октаву), а потом как более постоянное явление шум, более или менее сходный с шумом естественного сокращения.

Но если мы будем тетанизировать мышцу короткое время индукционными токами сначала самыми слабейшими, а потом постепенно, при каждом приеме тетанизации, все усиливая их

(на 1—0.5 см шкалы), то получится следующая шкала явлений.

Возможно, что при самом слабом раздражении, когда мышца представляет некоторые незначительные неправильные и неустойчивые сокращения, ничего не будет слышно в телефоне.[1]

Если усилить раздражение еще на 0.5—1 см, то получится в телефоне совершенно своеобразное явление: вместо какого-либо тона или шума наблюдается очень небольшой по числу (в секунду) ряд отдельных звуковых сотрясений, как бы от следующих друг за другом одиночных мышечных сотрясений. Обыкновенно мышца при непосредственном наблюдении ее глазом обнаруживает за это время видимо и резко колеблющийся в высоте тетанус.

При усилении раздражения еще на 0.5—1 см получится тоже звуковое явление, но отдельные звуковые сотрясения теперь чаще следуют друг за другом, они уже начинают походить на то, что можно назвать *рокотом*. Тетанус представляет наглаз менее ясно колеблющийся характер.

Усиление раздражения еще дальше на 1 см или около дает тоже по общему характеру звуковое явление, но отдельные звуковые толчки теперь настолько часты, что они представляют настоящий рокот или трещотку с глухим тембром. Тетанус становится с виду почти сплошным.

Усиливая таким же образом, понемногу, последовательно раздражение еще и еще, мы будем получать рокот все большего и большего числа колебаний в секунду. Можно усилить раздражение на 4—5 см от *МТ*, телефоническое явление остается тем же по общему характеру, изменяясь лишь количественно в отношении увеличения числа звуковых сотрясений, составляющих рокот.

При еще дальнейшем усилении раздражения рокот начинает осложняться *шумом*. В чистом виде, без рокота, один

[1] Ту силу раздражения, когда наблюдается лишь одно начальное вздрагивание (Anfangszuckung), мы опускаем из рассмотрения.

последний получается лишь тогда, если взять раздражение на 8—10 см выше *MT*.[1] Но тут мы можем предварительно услышать указанный уже музыкальный тон, и только затем, когда минует это летучее явление, появляется более постоянный звук — шум.

Нарастание периода тетанического возбуждения мышцы в частоте идет настолько постепенно в зависимости от усиления раздражения, что, можно сказать, пока токи не достигнут очень большой интенсивности, каждой точке шкалы индукционного аппарата соответствует своя особенная частота мышечных вибраций; в то же время, как мы видели, даже при более высоких градациях этой частоты внутренних колебательных процессов она не выходит за пределы того очень ограниченного числа колебаний, с каковым она является в рокоте и шуме, сходном с шумом естественного сокращения.

83. Сейчас рассмотренный пример представляет изменение периода тетанического возбуждения в зависимости от изменения силы раздражения при прерывателе индукционного аппарата 250 колебаний в 1 сек. Если поставить вместо того прерыватель в 100 колебаний, в 80, 70 и 60 или около этих чисел, то ход периодических явлений возбуждения в зависимости от силы раздражения остается с качественной стороны тот же самый и изменяется только с количественной стороны, именно в следующем отношении: чем ниже частота раздражения, тем скорее, т. е. при меньших силах раздражения вместо отдельных звуковых сотрясений и рокотов в чистой форме начинают получаться явления смешанного характера — рокоты и шумы с примесью тона, соответствующего раздражению, — тем скорее вытесняет, наконец, этот последний звуковые явления первого рода с трансформированным периодом. Но всегда,

[1] Мы разумеем здесь такую шкалу индукционного аппарата, где *MT* лежит около 40—30 см. Конечно, если взять индукционное расположение с более короткою шкалою, все описанные явления получатся при меньших передвижениях вторичной спирали.

даже при 50 и ниже перерывах тока, можно найти, хотя на ограниченном участке шкалы раздражения, звуковые явления с уменьшенным числом внутренних мышечных колебаний по сравнению с числом колебаний раздражающего тока.

Притом же эта зависимость периода возбуждения от силы раздражения модифицируется влиянием *утомления*. Чем значительнее последнее, т. е. утомление, тем выше по шкале раздражения поднимаются звуковые явления с перекомбинированным характером. В этом можно убедиться крайне просто. Если взять такую силу раздражения, когда мышца производит в телефоне явления смешанного характера, т. е. тон, изохронный раздражению, и вместе с ним рокот, то при продолжении такого раздражения тон скоро исчезает, и остаются звуковые явления с одним перекомбинированным периодом. Это важный для нас факт, и нам придется над ним еще раз остановиться.

Известные контрольные опыты [1] не оставляют ни малейшего сомнения, что описываемые сейчас телефонические явления суть выражение токов действия тетанизированной мышцы, что причины их не лежат в каких-либо внешних условиях опытов, как, напр., причина появления рокота в телефоне не кроется в механических передвижениях несовершенно тетанически сокращенной мышцы на приводах телефона. Точно также эти явления не даны в готовой форме самыми раздражающими индукционными токами, в чем легко всегда убедиться посредством контрольного телефона *T* на рис. 1. Это явления чисто физиологического характера, покоящиеся на свойствах самого подлежащего возбуждению аппарата.

84. Теперь мы можем перейти к рассмотрению того, в каких отношениях стоят эти телефонические явления к исследуемым явлениям смены раздражения силы *Ps.* на *Op.,* и обратно.

Если в первичной цепи прерыватель с 250 колебаний, и мышца подвергается тетанизации большой силы, то телефо-

[1] «Телефонические исследования...», стр. 12—15 [*22—25*].

нически наблюдается (оставляя в стороне летучий музыкальный тон вначале на совершенно свежем препарате) известный *шум,* который (опять оставляя детали до дальнейшего) уступает место полному покою в телефоне, когда мышца переходит под действием этой силы раздражения в расслабление (состояние *Ps.).* Стоит сменить теперь вдруг силу раздражения на *Op.,* напр., через введение сопротивления, и тотчас же вместе с появлением мышечных сокращений телефон издает звук; но то, что теперь слышно, это *рокот,* т. е. звук более низкого числа колебаний. Сменяется опять раздражение на *Ps.,* телефон молчит, как и мышца не сокращается; но как только опять прилагается к делу раздражение *Op.,* в телефоне опять наблюдается звуковое явление небольшого числа колебаний, какой-либо рокот.

Если действует прерыватель Гальске с довольно большим для него числом колебаний, то при раздражении силы *Ps.* слышен на свежем препарате некоторое время тон, изоритмический с раздражением; но потом, после некоторых переходных явлений (о которых речь будет ниже), он исчезает параллельно с расслаблением мышцы. Сменяется теперь сила раздражения на *Op.,* и в телефоне слышится опять звук: это опять более или менее высокий, но всегда с небольшим числом колебаний, рокот.

Таким образом, каждый раз, как сменяется раздражение *Ps.* на *Op.,* сменяется через это одна сила раздражения, на которую мышца *должна* отвечать некоторым большим числом своих собственных вибраций, на другую силу раздражения, на которую мышца имеет отвечать числом колебаний более низкого периода. Другими словами:

Смена силы раздражения Ps. на силу раздражения Op. представляется по отношению ко внутренним периодическим процессам возбуждения мышцы эквивалентной смене раздражения большей частоты на раздражение малой частоты.

В самом деле, те и другие явления оказываются эквивалентными по отношению и к видимым эффектам возбуждения,

т. е. к сокращению мышцы. В этом мы могли убедиться вполне из всего предыдущего.

Этот параллелизм явлений, конечно, не случайный, и поэтому он заслуживает самого серьезного внимания. При помощи его становится возможным сблизить между собою не только по внешнему характеру, но и по внутренним интимным процессам возбуждения, явления, не имеющие с виду в последнем отношении ничего общего, именно явления усиления тетанических сокращений, с одной стороны, при ослаблении силы раздражения, с другой стороны, при ослаблении частоты раздражения.

Если при сведении сильного раздражения — *Ps.* на более слабое — *Op.* дело идет по существу лишь о замене раздражения большей частоты раздражением меньшей частоты, то этим сразу указывается, где надо искать причину этих явлений. Она должна быть одна и та же, что и при смене частого тетанического раздражения на более редкое. А при этой постановке вопрос допускает уже более определенные соображения о натуре явлений: приходится трактовать все исследуемые здесь явления тетанического возбуждения просто в зависимости от частоты импульсов. Для теоретических соображений в этом направлении современная физиологическая литература представляет уже немало определенных данных.

Таким образом, телефонические наблюдения дали возможность сделать сразу громадный шаг в изучении этих явлений. Теперь становится возможным рассматривать их с общей и определенной точки зрения.

Но мы откладываем общее теоретическое обсуждение вопроса до следующей главы; теперь же остановимся на ближайших вопросах, связанных с только что описанными явлениями.

85. Самый ближайший вопрос, очевидно, заключается в том, где происходит трансформирование слабых раздражений большой частоты в небольшое число возбуждений, наблюдаемых на мышце.

Из прежних исследований с телефоном мне было известно уже,[1] что судить о периодических процессах возбуждения нерва по периодическим явлениям мышцы нельзя и что в то время как «нерв охвачен периодическим движением одного рода, сокращающаяся под его действием мышца может представлять совсем другой период вибраций».

Поэтому следовало вперед ожидать, что изменения периода тетанического возбуждения в зависимости от силы раздражения даны, если не исключительно, то в значительной степени не в нерве-стволе.

Действительно, опыты, совершенно аналогичные предыдущим, но с тою лишь разницею, что теперь к телефону отводился нерв (2—4 n.n. ischiadici), подтвердили это предположение вполне.

Метод исследования с телефоном был тот же, что и в прежних моих опытах.[2] Поэтому здесь излишне входить в описание этой стороны опытов.

Для сличения явлений на нерве с явлениями на мышце опишем сначала опять то, что наблюдается, когда для раздражения употребляется прерыватель 250 колебаний.

При раздражениях сильных и средних здесь неизменно слышится в телефоне от нерва тон этого числа колебаний; только при самых слабых раздражениях, дающих эффекты, уловимые еще телефоном, тон исчезает, и начинают вместо того слышаться шорохи, шумы, более или менее правильные, или более или менее намекающие на неровности в действии прерывателя. При дальнейшем ослаблении раздражения и эти шумы исчезают. Предел на шкале раздражения, которому они соответствуют, очень не велик,— около 1 см. Но при ослаблении раздражения *никогда не наблюдается тех рокотов и переборов,* которые так характерны для мышцы и которые там

[1] «Телефонические исследования...», стр. 81 [*91*].

[2] «Телефонические исследования...», гл. II.

наблюдаются, последовательно изменяясь в частоте, в пределах около 6 см.

Однако при этом естественно возникает вопрос: насколько велика чувствительность телефона по сравнению с чувствительностью мышцы?

Для ответа на этот вопрос в некоторых опытах нервы, отводимые к телефону, отпрепаровывались вместе с их лапками. Тогда можно было сличить, при каких делениях шкалы индукционного аппарата нерв начинает действовать на мышцу, при каких — на телефон. Оказалось, конечно, что раньше (при более слабых раздражениях) начинают реагировать лапки, каждая на возбуждение своего нерва, чем телефон на суммированное действие отведенных к нему одновременно (2—4) нервов. Однако разница в пользу первого показателя возбуждения нерва получилась вовсе не так велика; в лучших случаях на 1 см и менее. Это указывает, какую громадную чувствительность можно придать телефоническому наблюдению. И если обратить внимание на то, что в таких случаях, когда пучок отведенных нервов давал в телефоне шумы и шорохи, раздражение было для мышц, связанных с этими нервами, только на 1 см выше *MT*, то станет очевидным, что и за это время периодические процессы в нерве и в связаной с ним мышце отнюдь *не представляли совпадения*. Если бы при этих силах раздражения с телефоном была соединена такая мышца, она наверно давала бы в нем звуковое явление совершенно отличное: более или менее низкий рокот (§ 82).

Так как в то же время, когда мышца на сильные раздражения начинает отвечать шумом, нерв тогда уже наверно отвечает периодическими колебаниями, соответствующими числу раздражений, то и можно сказать, что при данной частоте (250) во всех градациях силы раздражения периодические процессы возбуждения мышцы и нерва не совпадают. Следовательно, даже в отношении периода возбуждения, насколько период связан с явлениями *Op.* и *Ps.*, эти последние явления определяются не в нерве, не в месте его возбуждения

раздражением, а ниже, в мышце или самой по себе или в ее нервных окончаниях.

Только что сказанное верно не только по отношению к этой частоте, но и к частоте меньшей, притом еще верно в большей степени. Если делать аналогичные опыты на нерве с телефоном, употребляя прерыватель в 100, 70 и т. д. колебаний, то, чем ниже частота раздражения, тем ничтожнее выражена в нерве способность отвечать и на самые слабые раздражения не тоном раздражения, а шорохами или шумами. Напр., при 70 колебаниях последние чуть замечаются на границе восприимчивости телефона в виде примеси к тону, соответствующему раздражению.

Охлаждение нерва способствует тому, чтобы наблюдаемые от него телефонически токи действия слышались не в виде соответственного тона, а в форме шумов. В этом я мог убедиться, производя опыты с охлаждением раздражаемого нерва, как в главе IV, но наблюдая эффекты вместо мышцы посредством телефона. К последнему нерв отводился ниже места охлаждения.

Эти опыты прибавили новое доказательство к изложенным уже там, что описанное охлаждение нерва действительно ведет к понижению приводимых вдоль него импульсов. Если раздражать нерв сильными токами и затем начать охлаждение нерва, то в телефоне наблюдается, что по мере того как нерв все сильнее и сильнее охлаждается локально, слышимый чистый тон раздражения начинает осложняться шумами; наконец, в известный момент сильного охлаждения слышится только шум, а затем исчезает всякое звуковое явление. Но опять же и здесь ни в какой стадии охлаждения не улавливается ухом *ничего подобного рокоту,* характеризующему возбуждение мышцы сравнительно слабыми индукционными токами с нерва.

86. Итак, те периодические процессы возбуждения, которые выражаются телефонически *рокотом* и которые столько

характерны для раздражения силы *Op.*, слагаются не в нерве.

Берут ли они начало в нервных окончаниях или в самой мышце и как можно объяснить их происхождение?

Дать окончательный ответ на это мы в настоящее время не можем. От телефонических опытов на кураризованной мышце мы до сих пор уклонялись из опасения встретиться с петлями раздражающего тока. По крайней мере, пока опыты с телефоном производятся на кураризованной лягушечьей мышце, это нам кажется неизбежным. На мышцах же теплокровных должны быть другие количественные отношения частоты, которые нами пока не изучались и которые должны быть уже известны для начала таких опытов. Поэтому мы выскажем теперь лишь некоторые предположения, ввиду поставленных вопросов.

Прежде всего в явлениях, наблюдаемых телефонически на возбужденной мышце, необходимо резко отличать *рокоты* и *шумы*.

Первые наблюдаются при сравнительно слабых раздражениях (однако в известных условиях утомления наблюдаются и при сильных, как мы увидим ниже) и могут быть легко рассматриваемы как явления суммирования слабых импульсов, приходящих по нерву; вторые всегда получаются при очень сильных раздражениях и имеют основание рассматриваться напротив как результат перемежающегося выпадения некоторых импульсов. Это последнее явление будет обсуждаться подробно в следующей главе, поэтому мы над ним теперь останавливаться не станем.

Что же касается периодического явления *рокота*, то его крайне легко рассматривать как явление суммирования слабых возбуждений. Конечно, при данном физиологическом аппарате не может быть речи о той высокой степени суммирования слабых раздражений, какая констатирована Сеченовым [1]

---

[1] Setschenow. Ueber d. elektr. u. chem. Reizung d. sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches, Graz, 1868.— То же на русском. С. Петербург.

для чувствующего нерва и потом была подробно исследована Тархановым [1] и Штирлингом; [2] но тем не менее и за двигательным нервом признается эта способность. Это доказано опытами Гельмгольца,[3] Вундта,[4] Рише,[5] Сьюолла,[6] Криса и Сьюолла [7] и др. Нет сомнения, что самая значительная доля в явлениях суммирования, констатированных исследователями на нервно-мышечном аппарате, должна быть отнесена не на счет нервного ствола, а на счет концевого аппарата, т. е. или нервных окончаний или же самого мышечного вещества. Так следует смотреть на явления на основании результатов сравнительного телефонического исследования явлений на нерве и мышце.

Поэтому можно представлять себе дело в таком виде. Каждый отдельный импульс, развивающийся в нерве при действии прерывистого индукционного тока, не в состоянии вызвать в концевом аппарате соответственное себе возбуждение: для этого нужно нѐсколько таких импульсов, результатом сложения которых в концевом аппарате и будет одиночное возбуждение, один ток действия. Ряд последних и составит телефоническое явление *рокота.* Чем значительнее будет сила тетанического раздражения в известных пределах, тем меньшее число возбуждений потребуется для вызова единичного возбуждения, тем большей высоты получится *рокот.*

За отсутствием прямых опытов на кураризованной мышце нельзя решительно высказаться о месте развития этих процессов; но можно привести косвенный довод, который делает

[1] Tarchanow, Bull. de l'Acad. d. sci. de St.-Pétersburg, 1872, t. XVI, p. 75.

[2] Stirling. Arbeiten aus d. Physiol. Anstalt zu Leipzig. 1874, S. 223.

[3] Helmholtz, Monatsber. d. Berl. Akad., 1854, 15 Juni.

[4] Wundt. Mechanik d. Nerven u. Nervencentren, 1871, Bd. I, S. 9.

[5] Richet, Travaux du laborat. de Marey, III, 1877, p. 97.

[6] Sewall, Journ. of Physiology, 1879, p. 164.

[7] Kries u. Sewall, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1881, S. 66—77.

весьма вероятным, что суммирование очень частых импульсов в рокот берет начало именно в нервных окончаниях мышцы.

Этот косвенный довод заключается в следующем. Непрямое раздражение мышцы тем существенно отличается от прямого (кураризованная мышца), что в последнем случае никогда при ослаблении сильного раздражения не получается (§ 36) явлений, соответствующих переходу от *Ps.* к *Op.* силы раздражения в опытах непрямого раздражения. Так как нам теперь стало известно, что вся суть явлений при таком переходе от *Ps.* к *Op.* силы раздражения сводится к смене большой частоты импульсов, действующих на мышцу, на малую частоту (рокот), то является весьма вероятным, что потому эти явления смены силы раздражения и не сопровождаются на кураризованной мышце известными эффектами, характеризующими непрямое раздражение, что самой мышце не присуща способность суммировать слабые раздражения большой частоты в малое число возбуждений, как это совершается при целости нервных окончаний.

Устранив, таким образом, на основании этого косвенного довода из счета мышцу, доказав ранее непричастность непосредственно нервного ствола в произведении периодического явления рокота, остается только с большою вероятностью приписать его происхождение *нервным окончаниям.*

Став на такую точку зрения, следует представлять себе дело таким образом: на раздражение *Ps.* с нерва мышца не отвечает потому, что импульсы доходят до нее слишком частыми, как не отвечает она на *прямое* раздражение большой частоты (§ 78); на раздражение же *Op.* с нерва она отвечать будет, потому что оно дойдет до нее превращенным в нервных окончаниях в небольшое число возбуждений, как она ответила бы и при прямом раздражении, если бы частое раздражение было сменено на редкое (§ 79).

Способность же впадать в состояние Ps. при том и другом случае раздражения (непрямом и прямом) приписывается этим представлением *собственно мышце.* Для установления

этого пункта и представляется крайне важным результат опытов на кураризованной мышце со сменою частоты раздражения, как он излагался в последнем параграфе предыдущей главы.

Но, спешим оговориться, этим мы не хотим сказать, что та же способность вовсе неприсуща нервным окончаниям. Этого нельзя даже сказать о нервном стволе, ввиду той точки зрения, которая у нас составилась по отношению к этим явлениям (глава X). Опыты на кураризованной мышце говорят, что сама мышца в зависимости от утомления способна впадать в состояние *Ps.* при сравнительно не очень высокой частоте раздражения. Возможно, что при некоторой более высокой частоте впадают и нервные окончания, когда сила раздражения при этом настолько велика, что процессом суммирования она не может быть сведена к редкому периоду колебаний. Наконец, известная общность основных свойств нерва с мышцею дает основание предположить, что при крайне большой частоте раздражения и нерв должен впадать в состояние *Ps.* Но для этого, вероятно, придется применить крайне большое число раздражений, до которого мы далеко не доходили в наших опытах. Поэтому-то крайне важно прежде всего установить явления хоть для одной мышцы.

Шум, издаваемый мышцей, нам представляется явлением переходным между тою частотою раздражения, которую мышца воспроизводит числом вибраций в соответствии с раздражением, и тою частотою, которая приводит ее в состояние *Ps.* Принципиальное обсуждение этого вопроса, как уже упомянуто, должно быть отнесено к следующей главе; теперь же мы прибавим еще некоторые факты, относящиеся к этому сложному явлению.

87. В параграфах 82—84 была рассмотрена зависимость периодических процессов возбужденной мышцы от силы раздражения при разной частоте. На деле явления еще сложнее. Эти периодические процессы возбуждения изменяются значительно также в зависимости *от степени утомления мышцы.*

Пусть к нерву свежей мышцы приложено *сильное* раздражение 100 колебаний в 1 сек. Под действием такого раздражения мышца своими сокращениями напишет известную кривую (вроде *1* от *A* до *C*), где высокий вначале тетанус довольно скоро упадет, а потом через некоторое время он снова несколько восстановится в виде вторичного поднятия. За это время внутренние периодические процессы мышцы (все при одной и той же силе и частоте раздражения) совершаются далеко не одинаково. Сначала слышен музыкальный тон (раздражения), но он быстро исчезает, как только начинается расслабление, и переходит в *шум;* последний летучим образом сменяется на рокот и затем в телефоне ничего не слышно, — в соответствие глубокой долине между первичным и вторичным поднятиями (*B* на кривой 1). Но потом очень скоро в телефоне опять появляется звук, соответствующий вторичному поднятию тетануса, и этот звук — всегда *шум,* разнообразно и быстро изменяющийся в характере и опять после некоторых смутных переходов в *рокот* исчезающий вместе с тем, как мышца впадает в состояние *Ps*. Каких-либо звуковых явлений в соответствие третичному поднятию тетануса (§ 26) мы не наблюдали с определенностью, да, вероятно, трудно и уловить что-либо телефоном при слабости мышечных действий в этой фазе раздражения.

С тем же общим характером явлений встречается телефоническое наблюдение и при всякой другой *средней частоте* (2 градация по предыдущей главе). Чем ниже частота раздражения в этих пределах, тем дольше можно слышать от мышцы музыкальный тон, соответствующий раздражению, но он все-таки через некоторое время вместе с ослаблением тетануса переходит в шум и т. д.

При *высокой частоте* (250 колебаний, 3 градация по предыдущей главе) встречается лишь то отличие от сейчас описанного, что никогда, даже и в самом начале тетанизации, не наблюдается телефонически от мышцы тона раздражения, как уже сказано выше, а дело начинается или прямо с шума, или

же ему предшествует летучим образом музыкальный тон на октаву и даже иногда более низкий, и только потом ход звуковых явлений получает сходное с предыдущим случаем течение.

Из сейчас изложенного можно было заметить, что *рокот* наблюдается и при *максимальных* раздражениях, но тогда в стадиях утомления мышцы, когда она неспособна уже отвечать шумом.[1] В этом случае рассматривать рокот как явление суммирования не так удобно; напротив, для него более подходит объяснение совершенно другого рода. Оно будет сделано в главе X; тогда выяснится, что происхождение рокота и в этих условиях и при submaxim'альных раздражениях свежей мышцы возможно, при одном предположении, свести к одной и той же причине.

Ввиду того, что шум и рокот иногда так близко соприкасаются и всегда характеризуют тетаническое возбуждение, сильно отличное от выражающегося изохронным тоном, мы будем иной раз безразлично обозначать их выражением: *трансформированный период возбуждения.*

88. Перечень телефонических явлений, изложенных выше, заслуживает внимания еще с другой стороны: он указывает, *каким сократительным действиям какие отвечают внутренние периодические процессы возбуждения.*

Правда, мы не отмечали под миографической кривой посредством каких-либо условных знаков наблюдаемые за это время звуковые явления в телефоне. Но если иметь в виду, что эти последние звуковые явления сменяются довольно быстро, то станет очевидно, что такое условное отмечание не прибавило бы ничего к той точности, которая дается слушанием в телефоне и приблизительным слежением глазом за мышечными движениями на миографе. Притом, зная совершенно определенный ход сократительных действий мышцы при тетанизации и сличая с определенной сменой явлений

---

[1] Ср. «Телефонические исследования. . .», стр. 23, 37 и 44 [*32, 47 и 54*].

в телефоне, можно с большою уверенностью судить, что́ с одной стороны отвечает чему с другой.

Так, из таких наблюдений мы знаем с определенностью, что вторичному поднятию тетануса соответствует возбуждение мышцы с трансформированным периодом. Следовательно, этой чертой надо дополнить ту характеристику явления, которая нами сделана, когда оно рассматривалось выше (§ 59) как сложное выражение хода утомления при непрямом раздражении.

Крайне важно затем следующее указание описанных явлений. *Начиная с той большой частоты раздражения, которую мышца неспособна воспроизводить соответственным числом своих собственных колебаний,* на которую она должна сразу же отвечать преобразованием ее в периодические процессы более низкого и в то же время сложного типа,— начиная с этой границы, мышца *перестает и при самом сильном раздражении достигать своего возможного максимума тетанического укорочения.* Это совпадение, ввиду наблюдающегося параллелизма внутренних периодических явлений и видимых сократительных действий мышцы, становится крайне поучительным. Через эти сближения дается возможность не только объяснять многие явления, но и с большею вероятностью их предугадывать.

В моей прежней работе [1] приведены соображения, которые доказывают, что, когда мышца перекомбинировывает (или трансформирует) период действующих на нее импульсов большого числа, ее отдельные мышечные элементы выполняют эту работу неодинаково, периоды их возбуждения должны расходиться, и потому они не могут оказать внешним образом того сильного и дружного действия, к которому они были бы способны, если бы на них действовало раздражение частоты, лежащей в пределах их способности воспроизведения соответственным числом вибраций. К тому же требованию несовер-

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 48—51 [*58—62*].

шенства мышечных действий при тетанусе мы придем детальнее в следующей главе, когда мы будем рассматривать телефонический *шум*. Эти соображения, когда я был занят во время этих исследований вопросом об *Ор.* частоты раздражения и привели меня к предположению, что такой *Ор.* и для свежей мышцы должен лежать ниже 250 раздражений, так как прежние телефонические данные говорили, что это число колебаний раздражения мышца не воспроизводит без трансформирования периода и, следовательно, потери в своих дружных внешних действиях, т. е., между прочим, и в высоте сокращения. Такое предположение, как видно из главы VIII (§§ 71 и 72), подтвердилось миографически в совершенно убедительной форме по трем разным приемам. Те же самые соображения дают возможность предположить с большею вероятностью, что если поставить подобные миографические опыты на кролике, то совершенно то же получится, начиная от частоты 880 колебаний в 1 сек., т. е. тетаническое сокращение мышцы кролика не достигнет тогда максимума укорочения, какие бы сильные токи ни прилагались для раздражения. Мы должны ожидать этого, исходя из числовых данных Бернштейна [1] и Ловена.[2] Эти физиологи производили стетоскопические исследования мышечных тонов, что по результату сходно с исследованием электрических мышечных тонов при посредстве телефона.[3] Первый из них наблюдал на кролике еще ясно мышечный тон 748 колебаний, но когда прерыватель был 1056, то соответственного тона он не слышал, а тон на октаву или квинту ниже. Второй (Ловен) говорит, что «никогда не удавалось слышать истинный мышечный тон при числе колебаний выше 880 в 1 сек., соответственно a_2, да и тогда мышца издавала ясно тон a_1, следовательно, октавой ниже». Так как раздражающие токи, по крайней мере в опы-

---

[1] Bernstein, Archiv. f. d. ges. Physiologie, XI, S. 198.
[2] Lovén, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1881, S. 363.
[3] «Телефонические исследования», стр. 14 [*24*].

тах последнего исследователя, были достаточно сильны, то и можно с определенностью принять, что наблюдаемые явления несовпадения мышечного тона с тоном раздражения происходили от неспособности мышцы вибрировать этим числом колебаний и от вступления в действие процессов трансформирования периода раздражения. А вместе с этими последними процессами, как у нас на лягушке при 250 раздражениях в 1 сек., должны быть связаны моменты, затрудняющие поднятие тетануса до максимальной высоты.

Естественное сокращение, по нашему мнению,[1] принадлежит также к тетаническим сокращениям с трансформированным периодом. Поэтому с нашей точки зрения представляется совершенно объяснимым, что оно никогда не может привести к той высокой степени укорочения мышцы, какая может быть получена в лучших случаях электрического раздражения. Того же самого должно ожидать и при химическом раздражении.

Так как процессы возбуждения с трансформированным периодом являются сложными и несогласными как со стороны периода, так и со стороны фаз его для отдельных элементов, входящих в комплекс мышцы, то, очевидно, отсюда должно следовать заключение, что регистрировать такие периодические колебания миографически нет никакой надежды. В этой же причине мы видим неудачу попыток получить вторичное сокращение с мышцы в известных условиях (при естественном сокращении, при размыкательном риттеровском тетанусе, при очень большой частоте раздражения).[2] Поэтому-то можно с уверенностью сказать, что записать миографически у лягушки 250 колебаний во время тетануса никогда не удастся. Может быть, из сложного периодического явления такого сокращения будет выделен миографически какой-либо период колебаний, но это будет только более грубый и более низкий период из сложного явления, нечто вроде того, что получил Ло-

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 43 сл. [*53 сл.*].

[2] «Телефонические исследования...», стр. 50 [*60*].

вен, когда он записал 8—9 вибраций в 1 сек. при самых энергичных естественных сокращениях мышц лягушки или жабы.

С другой стороны, с такою же вероятностью можно ожидать, что удастся записать при помощи миографа отдельные вибрации мышцы в начале ее тетанических сокращений, пока не началось падение тетануса, во всех тех пределах частоты раздражения, в которых мышца отвечает на него еще изохронным тоном. Это и дало нам повод выразить в предыдущей главе надежду, что отдельные колебания во время тетануса в соответствие раздражению будут прослежены впоследствии до *Ор.* частоты раздражения или, можем сказать теперь, до той верхней границы, где мышца еще сохраняет способность отвечать на раздражение своим тоном в унисон раздражению.

Как можно заметить, *Ор. частоты раздражения* (та частота, которая способна привести мышцу в самое короткое время к наивысшему сокращению) мы считаем ***совпадающим с верхней границей издаваемых мышцею тонов числа колебаний раздражения.*** И в самом деле, факты говорят за то, чтобы принимать такое совпадение. Такой мышечный тон от лягушечьей мышцы удавалось нам слышать самое большее 100—120 колебаний.[1] Но, как видно из предыдущей главы, и *Ор.* частоты раздражения должен быть около того же. Ведь 250 раздражений и в отношении механических действий мышцы и в отношении внутренних периодических процессов дают уже резко выраженный характер явлений другого рода, чем около этих чисел.

Указанные сейчас совпадения чисел являются весьма важными. В самом деле, если удастся открыть миографически отдельные вибрации мышцы около самого *Ор.* частоты (а от этого мы были уже не очень далеко, наблюдая это при 75 колебаниях прерывателя, тогда как Ранвье наблюдал 357 со-

---

[1] То же удавалось только и Гельмгольцу, на что мы обращали раньше внимание («Телефонические исследования ..», стр. 47 [*56*].

трясений мышцы в 1 сек. на кролике, для которого *Ор.* частоты, на основании стетоскопических исследований, и должен быть принять гораздо выше, чем для лягушки), тогда механические действия ее, выражающиеся в периодических, колеблющихся изменениях ее формы, и внутренние молекулярные процессы, обнаруживаемые телефонически в виде мышечных тонов от токов действия (отрицательных колебаний), должны быть признаны идущими параллельно, рука об руку. Между тем, в настоящее время сильно защищается совершенно обратный взгляд, что особенно рельефно выражено в общей работе Кронекера и Штирлинга.[1] Раньше их нередко приводились доводы в пользу колеблющейся натуры тетануса и в смысле механическом, как, напр., с разных сторон подходил к этому взгляду Брюкке.[2] Но с тех пор как Кронекер и Штирлинг получили равномерные тетанусы при громадной частоте раздражения (22000 в 1 сек.), повидимому, все совершенно отказались проводить параллель между внутренними процессами и сократительными действиями мышцы. Общепринятый теперь почти взгляд, что мышца сравнительно при очень небольшой частоте раздражения приходит в совершенно сплошной, «полный», неколеблющийся тетанус, а если и представляет за это время некоторые сотрясения, то причину их принято искать в несовершенствах или прерывателей (при электрическом раздражении), или неравномерности вообще раздражителя (напр., при химическом раздражении), или в каком-то сложном влиянии утомления, как, напр., при естественном сокращении.

С развиваемой же нами точки зрения дело получает совершенно другой вид. Предлагается провести самую детальную

---

[1] Kronecker u. Stirling, Archiv. für (Anat. u.) Physiologie, 1878, S. 19—25. Между прочим, они говорят: «Es ist also der Muskelton ein werthvolles Merkmal und Zeitmass des periodisch wechselnden Molecularbewegung, aber der mechanische Effekt des Tetanus ist keineswegs an die Wahrnehmung der elastischen Schwingungen im Muskel geknüpft» (S. 20).

[2] Brücke, Sitzungsber. d. Wien. Akad., 3-te Abt., 1877, S. 31.

и интимную *параллель между сократительными действиями мышцы и внутренними процессами ее возбуждения.* Насколько общепринято по отношению к последним воззрение, что тетанус есть явление прерывистой, колеблющейся натуры, настолько же его надо признать таковым и в отношении механических актов сокращения. И так как в первом отношении тетанус признается прерывистым, колеблющимся, то таковым его следует признать и во втором отношении; т. е., выражаясь другими словами, следует принять по этому предположению, что собственно полного, неколеблющегося в высоте тетануса нет, он всегда сложен из отдельных мышечных сокращений, и между последними в тетанусах разной формы существует лишь количественная разница: в одних случаях — при редком раздражении — они могут быть замечены непосредственно глазом, в других — при помощи довольно грубых миографических приемов, в третьих — их можно открыть лишь самой деликатной регистрацией (перед *Op.* частоты) и, наконец, в четвертом ряде случаев записать их так нельзя. Последнее, когда мышца сокращается под влиянием возбуждений, выражающихся шумом. Тогда механические изменения ее в соответствие внутренним процессам должны быть сложными в целом и несогласными для отдельных мышечных элементов, так что уловить их на миографе нет никакой вероятности. Уж если вторичный препарат и капилляр-электрометр неспособны выразить прерывистую натуру электрических процессов тетанического возбуждения в аналогичных случаях или же выражают в крайне грубой и частной форме сложный комплекс явлений, как это получилось у Ловена,[1] то, очевидно, тем менее способным окажется к тому миограф.

Но и в этом последнем случае, по аналогии с другими и по соображению с электрическими явлениями возбуждения, необходимо признать за тетанусом колеблющуюся природу, рассматривать его как составленный из отдельных, не слив-

[1] Lovén, Centralbl. für d. medic. Wissensch., 1881, № 7.

шихся вполне одиночных сокращений, только расходящихся друг с другом в периоде, разнообразно налегающих друг на друга. За выражение этих механических изменений можно считать слышимый стетоскопически от такой мышцы шум, затем мерцание на блестящей поверхности тетанически сокращенной мышцы. Такое мерцание, при соответственном освещении, Брюкке[1] наблюдал на руке человека даже через кожу.

Как видно, принимая развиваемую точку зрения, надо вместе с тем принять, что «полного», «сплошного» тетануса в строгом смысле не существует, что обыкновенная рубчатая мышца не отличается принципиально, помимо количественных разниц, ничем от рубчатой мышцы сердца. Поэтому с такой точки зрения разница, проводимая между первой и последней и формулируемая словами, что мышца сердца не впадает в тетанус, эта разница обозначает лишь грубые внешние признаки. По отношению же к сути дела рубчатая мышца скелета настолько же способна впадать в тетанус, как и мышца сердца. Принципиально этот вопрос будет рассматриваться в следующей главе.

89. Изложенным сейчас мы стремились прежде всего содействовать установлению пункта, который должен иметь важное значение для понимания явлений и который в настоящее время представляется далеко не установленным, именно: существование строгого, интимного и детального параллелизма между механическими действиями и электрическими процессами возбуждения при тетанусе.

Установить это крайне важно в теоретическом отношении: возможно полное сближение электрических и механических выражений возбуждения представляет интерес во многих отношениях. Но, помимо отдаленных теоретических соображений, это сближение важно уже в том отношении, что оно позволяет обнять сложные и разнообразные явления тетануса

---

[1] Brücke, op. cit., S. 23.

под общими определенными формами. Легко заметить, что классификацию явлений тетануса в зависимости от раздражения, которая была сделана в предыдущей главе (§ 78), теперь можно дополнить данными по отношению к внутренним периодическим процессам тетанического возбуждения. Через это все явления, относящиеся к тетанусу, группируются в стройном порядке, получают свое место, взаимно дополняют и освещают друг друга.

Итак, подразумевая опять максимальную силу раздражения и беря за выражение периодических процессов тетанического возбуждения токи действия, наблюдаемые телефонически, обозначая словом «трансформированный период» преимущественно шум, в виде исключения музыкальный тон на октаву или квинту ниже и рокот, когда он не отличим резко от шума по своей летучести и происхождению (§ 87),— можно сделанную на стр. [*355*] классификацию явлений тетануса в зависимости от силы раздражения, при непрямом его приложении, дополнить таким образом:

I. *Низкая частота раздражения.*

Период возбуждения мышцы во время тетануса отвечает периоду раздражения.

II. *Средняя частота раздражения.*

Период возбуждения мышцы отвечает периоду раздражения, пока не начинается падение тетануса; с этого момента вступают в действие трансформированные периоды возбуждения в разных модификациях, которые действуют потом также во время вторичного (и третичного) поднятия тетануса.

III. *Высокая частота раздражения.*

Период возбуждения мышцы с самого начала тетануса является трансформированным и потом представляет разные модификации трансформирования во время дальнейшего хода тетануса.

Теперь понятно, почему классификация сделана для максимальных раздражений: более слабые раздражения высокой и

средней частоты действуют на мышцу как раздражения низкой частоты или переходной к ней от средней.

Если иметь это обстоятельство в виду, то станет ясно, что предлагаемая классификация обнимает решительно все явления тетануса для случая *непрямого* раздражения. Зная в то же время, что, когда мышца расслабляется от высокой частоты раздражения, она способна отвечать еще на среднюю, когда и последняя перестала ее возбуждать,—она дает тетанусы на низкую частоту раздражения,— *можно для всякого момента тетанизации сказать с определенностью, какой высоты тетанусом, с каким периодом возбуждения ответит данная мышца на данное раздражение известных частоты и силы.*

Конечно, эта определенность чисто эмпирическая, приблизительная. Иначе и не может быть при таком сложном и изменчивом явлении, как тетанус. Однако определенности здесь ничуть не меньше, чем, напр., в раздражающих действиях замыканий и размыканий постоянного тока для нерва: все главные моменты, обусловливающие высоту и период тетануса в зависимости от раздражения и утомления, даются в руки.

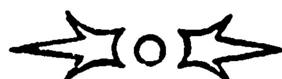
Очевидно, прежде всего самым главным фактором в деле тетанического возбуждения является период импульсов. Пока не выяснилась сложная зависимость этого периода от силы тетанического раздражения, невозможно было выйти из путаницы и противоречий. Насколько безнадежно представлялось дело в отношении действий частых раздражений, это можно видеть из стр. 44—45 «Handbuch der Physiólogie» (I, I издание Германна). С одной стороны, наблюдалось, что тетанус прекращается при употреблении нескольких сот раздражений в секунду; с другой стороны, еще более несомненно наблюдались тетанические сокращения при приложении многих тысяч импульсов в секунду. Нам теперь понятно, что последнее возможно, только вследствие вмешательства процессов трансформирования и submaxim'альной силы раздражения.

Точно так же, без знания этих отношений должны были оставаться безуспешными попытки согласовать тетаническое возбуждение мышцы с внутренними электрическими процессами в ней. Такая замечательная попытка была сделана, напр., Бернштейном;[1] но она не могла увенчаться успехом, пока принималось, что частота раздражения есть и частота возбуждения, пока не открылись сложные отношения между первой и последней, пока было неизвестно вмешательство процессов трансформирования периода возбуждения в зависимости от силы раздражения. В самом деле, никакими остроумными соображениями с известным тогда материалом нельзя было от продолжительности одного отрицательного колебания мышечного тока ($^1/_{250}$ сек.) дойти до объяснения возможности получения тетануса мышцы при той громадной частоте раздражения, при которой иногда он наблюдался и у самого Бернштейна и особенно у Кронекера и Штирлинга.

Общим обсуждением этого предмета мы займемся в следующей главе.

---

[1] Bernstein, Untersuch. uber d. Erregungsvorgang, Heidelberg, 1871, S. 121.



ГЛАВА X

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ РАССМОТРЕНИЕ ОБЩИХ ВОПРОСОВ, СВЯЗАННЫХ С OPTIMUM И PESSIMUM РАЗДРАЖЕНИЯ

90. Телефоническое исследование явлений смены силы раздражения от *Ps.* к *Op.,* и обратно, показало, что по отношению к внутренним процессам возбуждения такая смена силы раздражения эквивалентна смене частоты раздражения.

С другой стороны, исследование смены одной частоты раздражения на другую представляет явления, совершенно сходные с явлениями смены силы раздражения между *Ps.* и *Op.*

Таким образом, становится возможным все исследуемые здесь явления рассматривать вообще как явления перехода тетанизации от одной частоты раздражения к другой, бо́льшей или меньшей. Значит, дело объяснения этих явлений обобщается и сводится к вопросу о зависимости действия тетанического раздражения от его частоты. И так как далее несомненно, что и при редком и при частом (в наших пределах) раздражении отдельные индукционные удары протекают одинаково, то, очевидно, в отношении частоты их важен именно интервал между ними, а вовсе не изменение их самих в себе. Стало быть, вопрос сводится *к интервалу раздражения.* Почему мышца при данном состоянии ее утомления неспособна отвечать тетанусом на раздражение некоторой большой ча-

стоты, с малым интервалом, а сокращается еще очень сильно под действием раздражения более редкого, с бо́льшим интервалом?

Однако, прежде чем приступить к прямому ответу на такой вопрос, мы считаем необходимым сопоставить предварительно в нескольких параграфах (90—92) все явления, характеризующие значение интервала в деле возбуждения и его отношение к утомлению. Только при этом условии можно дойти до *общей теоретической точки зрения.* Важность предмета и сложность явлений пусть да послужат к оправданию длинноты изложения.

В интересах такой общей точки зрения очень важно обратить внимание на то, что аналогичное с этим отношение утомленной мышцы к интервалу раздражения известно давно из опытов с одиночными раздражениями. Так Марей [1] обращает внимание на важное значение интервала и необходимость считаться с ним очень точно при одиночных раздражениях утомленной мышцы. Но особенно важное значение интервалу в ходе утомления мышцы придал Кронекер [2] в своей классической работе по этому предмету. По нему, «разность от утомления» (Ermüdungsdifferenz) между двумя соседними сокращениями находится в определенной зависимости от интервала раздражения, именно, уменьшается с увеличением его, и для данного интервала величина постоянная. Интервал играет, по его исследованиям, такую роль в ходе утомления от одиночных раздражений, что он целиком определяет этот ход; между тем, мышца в отношении утомления представляет в его опытах *«независимость от величины работы, которую она совершила до того момента, в какой мы ее наблюдаем»* (наш курсив).

---

[1] Marey. Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris, 1868, p. 341.

[2] Kronecker. Ueber d. Ermüdung und Erholung der Muskeln. Arbeiten aus d. Physiol. Anstalt zu Leipzig, VI, 1871, S. 208—222.

«Только *число* импульсов, которое приводило ее в состояние возбуждения, определяет высоту ее теперешней способности к деятельности».

«Каждая мышца обладает, итак, индивидуальным, во время ее жизненности ненарушимым характером, который выражается преимущественно (vornehmlich) в величине разности от утомления».

«Поэтому мышца, как скоро она должна была изменить свой ритм сокращения, работает дальше в каждой стадии утомления, при любом интервале раздражения таким образом, как будто бы она все сделанные до этого сокращения производила с самого начала с теперешним интервалом».

«Высоты (сокращений) одинаковых интервалов, соединенные между собой линией, дают кривые утомления, которые падают к абсциссе от одного общего начального пункта вообще прямолинейно и расходясь, причем линия утомления самого малого интервала имеет самое крутое падение» (стр. 208—209).

Поэтому, когда Кронекер во время длинной серии одиночных сокращений менял время от времени интервал, то при теперешнем новом интервале одиночные сокращения располагались вершинами по той линии, по которой располагались одиночные сокращения при том же интервале и ранее, пока они не были перемежены временно на сокращения другого интервала.

Если соединить линией на его кривых (напр. 8—10) вершины одиночных сокращений, где раздражения одного интервала перемежаются после серии сокращений на раздражение другого интервала, и обратно, то такая линия будет в сильной степени напоминать нам кривую тетануса при перемежающейся частоте раздражения (или при перемежаемости силы раздражения при данной средней частоте). Сходство получается очень большое.

Но сходство явлений идет и дальше. Как у нас в начале тетанизации свежей мышцы изменение частоты раздражения в некоторых пределах остается без влияния на высоту тета-

нуса (пример — кривая 52), так и у Кронекера[1] влияние интервала на высоту сокращения обнаруживается не с самого начала опыта, но лишь по прошествии известного времени, и довольно значительного.

Сходство явлений в зависимости от интервала раздражения велико, но в то же время те разницы в интервале, о которых идет речь в опытах Кронекера и у нас, громадны. У него исследуются явления при переходе интервала 2—3 сек. к 6, к 12, и обратно, у нас от 80 раздражений в 1 сек. к 60, 40 и т. д., от 120 к 100 в 1 сек. В последнем случае (кривая 52) один интервал раздражения отличается от другого только на $^{1}/_{600}$ сек., между тем там всегда дело идет о разнице в несколько секунд.

Можно ли поэтому в сравниваемых явлениях видеть действие одной и той же причины?

Сам Кронекер высказывался за перенесение того же влияния интервала и на случай тетануса. На вероятность этого, ввиду некоторых указаний, он обращает внимание уже в цитированной работе (стр. 220); потом на основании особых опытов он вместе с Готчем[2] в протоколах берлинского физиологического общества опубликовал положение, что «утомление и тетанизированной мышцы также есть только функция частоты раздражения, независимо от совершенной работы».

Из этого, к сожалению, более чем краткого (всего несколько строк) и единственного до сих пор трактата авторов по этому предмету нельзя познакомиться ближе с их опытами; видно только что они к этому выводу были приведены тем, что кривые тетануса при малом и сильном отягощении протекают параллельно, что, напротив, кривая тетануса падает быстрее, если частота тетанизирующих токов становится выше. Но последний факт известен уже давно из работ

---

[1] Kronecker, op. cit., S. 211 и сл.

[2] Kronecker u. Gotch, Archiv fur (Anat. u.) Physiologie, 1880, S. 438.

Вундта,[1] старой работы самого Кронекера,[2] и многих других позднейших исследователей, а как доказывается предшествующий ему факт, этого не видно из сообщения, в котором нет ни описания опытов, ни самих кривых.

Мы с своей стороны на основании наших опытов должны поставить дилемму: или в работе Кронекера об утомлении и отдыхе мышцы интервал раздражения имеет другой смысл, чем в его и наших опытах при случае тетанизации, или же во всех его опытах идет дело не о том «утомлении», какое автор подразумевает под этим словом.

В самом деле, если бы Кронекер и Готч встретили хоть один опыт, где при смене одного тетанического раздражения, переставшего совсем сокращать мышцу, на другое, более редкое, но представляющее с первым разницу в интервале лишь в $^1/_{600}$—$^1/_{100}$ сек., с виду совершенно утомленная мышца сразу приходит опять в сильный тетанус, то они непременно должны были бы предложить себе вопрос, не идет ли здесь дело об интервале в другом значении, чем при раздражениях одиночных, или не играют ли в опыте роль совсем другие явления утомления, чем те, которые связаны с истощением сократительных сил и восстановлением их между двумя сокращениями за промежуток времени в несколько секунд, и которые можно ослабить и устранить «трансфузией» и пр. Очевидно совершенно, что если бы и при тетанусе утомление зависело лишь от *числа* предшествующих возбуждений, как это устанавливает Кронекер для одиночных раздражений (см. цитату у нас на стр. [*391*]), то при частоте раздражения 22 000 в других опытах того же автора мышца после первых же моментов тетанизации, не говоря уже о сколько-нибудь продолжительном тетанусе, была бы не в состоянии и шевельнуться.

---

[1] Wundt. Die Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig, 1858.

[2] Kronecker. Deratione, qua musculorum defatigatio ex labore eorum pendeat. Dissert. Berolini, 1863. (Цитировано в его работе, указанной выше).

Значит, есть крупные несообразности во взгляде на одинаковое значение (в отношении утомления) интервала и числа импульсов, с одной стороны, при одиночных сокращениях, с другой стороны, при тетанусе. Кажется необходимым выбрать что-либо из поставленной дилеммы. Мы склоняемся более в сторону последнего, т. е. что интервал в опытах с отдельными раздражениями и в опытах тетанизации является фактором с одним и тем же по сути дела значением, но что утомление, с ним связанное, не есть то, что принято подразумевать под этим словом.

90а. «Утомление» не представляет термина, твердо установленного. Чаще всего оно, если не отождествляется, то сближается с истощением. Германн[1] в известном руководстве физиологии говорит: «Из всего вышеизложенного прямо вытекает, что скорость в течение утомления и управляющие ею обстоятельства определяют в то же самое время и наступление истощения».

По отношению к «утомлению» нельзя также указать верной меры для его выражения. Несомненно, что предложенная для этого Кронекером «разность от утомления» (между двумя следующими друг за другом одиночными сокращениями) представляет абстракцию, очень пригодную для некоторых случаев, но далеко не имеющую общего характера. Так, она непригодна для оценки явлений на свежей мышце, пока последняя не доработалась до значительно выраженной степени утомления. Приняв ее за меру нарастания утомления, надо признать на основании опытов самого Кронекера и потом Тигеля,[2] что submaxim'альные раздражения утомляют сильнее максимальных, что невероятно по многим основаниям. Кроме того, нами указано выше (дополнение к главе V) на очень существенный и общий момент осложнения в показаниях одиночных сокращений, когда они следуют правильными рядами. Таким образом, и этим, все-таки еще лучшим, пока-

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 120.

[2] Tiegel, Berichte d. sachs. Akad. Math.-phys. Cl., 1875, S. 81—130.

зателем утомления можно пользоваться только с большою осторожностью, ввиду лишь очень больших разниц в высоте сокращений, а не для случаев слабых, хотя и постоянных разностей. Брать за меру утомления изменения в минимуме раздражения еще более сомнительно. Опыты г. Шуенинова показали, что минимум раздражения при утомлении мышцы не только не понижается, но даже повышается,— по крайней мере, если не брать во внимание крайние степени утомления, граничащие с умиранием (§ 46, см. также стр. [*232*]). Тем труднее взять за выражение утомления высоту тетануса — явления, крайне сложного со стороны зависимости и от силы и от частоты раздражения, как мы имели случай много раз убедиться во время этих исследований. Поэтому-то при отсутствии точной меры утомления мышцы и при сложности явлений возможно множество известных противоречий между исследователями по отношению к самым основным вопросам утомления, как, напр., прямолинейному или непрямолинейному ходу его, зависимости или независимости от величины произведенной работы и пр.

Точно так же далеко не установлен взгляд на причины и сущность утомления. Как известно, химическая теория утомления Ранке подвергается самым разносторонним и серьезным возражениям. Не более, чем «утомляющие вещества», кажутся доказательными и вещества восстановляющие. Впрыскивание в мышцу или трансфудирование веществ, прямо не раздражающих (Кронекер), тем не менее может действовать изменяющим образом на раздражительность мышцы и повышать последующие эффекты раздражений на манер того, как создаются условия для тетанизированных одиночных сокращений (дополнение к главе V). Наконец, подобные манипуляции могут изменять раздражительность мышцы прямо механической своей стороной, к какой мысли дает особенно повод одна недавняя статья.[1] Так что, хотя несомненно изве-

[1] Kunkel, Archiv f. d. ges. Physiologie, XXXVI, S. 353.

стная связь мышечной деятельности с химическими превращениями и заставляет искать моментов, определяющих утомление мышцы, в особенности вырезанной, в изменениях химического состава ее (распадение веществ, освобождающих живые силы, накопление вредных продуктов обмена), но в то же время твердых данных для этого не существует. При таком положении дела не должно казаться странным, если делались попытки указать чисто механические причины утомления, как это, напр., делал г. Энько[1] здесь в Петербурге. С другой стороны, это также не исключение для современного понимания этого термина, что Бернштейн, при изложении вопроса об утомлении нерва утомляющими влияниями называет, между прочим, и действие разных кислот и механических воздействий и пропускание постоянного тока — вообще все, что способно на время притупить возбудимость и деятельность нерва.[2]

Сказанного совершенно достаточно, чтобы не входить в еще более подробные литературные сопоставления по этому предмету. Не беря на себя задачи установить по сути дела, что такое утомление, мы желали бы только теперь, как и раньше,[3] настоять на том, чтобы под этим словом разумелось только то, что *функционально и неизбежно связано с возбуждением,* естественным или искусственным, что не может быть отделено от акта возбуждения. Желательно, чтобы этим словом не обнимались такие моменты наших вредных воздействий на мышцу, которые вносят побочные расстройства в деятельность ее, не имея прямого отношения к возбуждению. Конечно, отделить первые моменты от последних не всегда возможно; но необходимо к этому стремиться и по крайней мере не называть этим именем структурных повреждений раздражительного аппарата, напр., под действием сильных

---

[1] Enko, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1880, S. 109.

[2] Также широко принимает Шифф даже термин «истощение» (см. Muskel und Nerven-Physiologie, 1858—1859, S. 182).

[3] «Телефонические исследования ..», стр. 117 [*125*], примечание.

механических или всевозможных химических раздражений. Уже это одно может значительно содействовать выяснению вопроса, как мы старались это сделать при исследовании вопроса об утомляемости нерва.

Но, с другой стороны, и все, что, будучи неизбежно связано с актом возбуждения, ведет к понижению последующей деятельности, должно быть подводимо под термин утомления.

Становясь на такую точку зрения (против которой едва ли можно возражать), мы приходим на основании всех вышеизложенных опытов к необходимости отличать 2 таких фактора, которые, будучи связаны с возбуждением мышцы и действуя неодинаково друг с другом, разными путями ведут к понижению последующей мышечной деятельности, т. е. к утомлению.

Один фактор мы обозначали выше как *утомление через сокращение*. Он, вероятно, действует в отношении утомления пропорционально высоте и продолжительности мышечного сокращения, и, может быть, находится в некоторой зависимости от величины производимой работы; с ним по преимуществу вяжется представление о химических превращениях в мышце в зависимости от деятельности мышцы. Вообще при современных представлениях об утомлении и имеется в виду почти исключительно этот фактор, хотя это не вполне мирится уже с некоторыми результатами опытов Кронекера в его классической работе по утомлению мышцы (независимость утомления от произведенной работы). Но что касается внутренней подкладки утомления, химической почвы для него, то и сам Кронекер разумеет именно ту сторону, которая, по нашему мнению, представляет лишь один только из факторов утомления.

Другой фактор мы обозначили выше как *утомление через скрытое раздражение*. Этим обозначением мы хотели указать на то, чем этот фактор существенно отличается от первого, т. е. что он не имеет для себя пропорционального выражения в сокращении мышцы; последнее может совсем отсутство-

вать, и тем не менее этот фактор действует, если продолжается раздражение, даже если оно не прямое. Затем мы указывали (§ 70), что этот фактор находится в прямой зависимости от частоты раздражения. Чтобы теперь еще точнее выразить то, что мы желали бы связать с этим фактором, мы могли бы его обозначить как *утомление через недостаточный интервал раздражения.*

Эти обозначения в сущности сводятся к одному и тому же, и они должны формулировать не теорию, а, по нашему убеждению, факт, что когда второе раздражение следует слишком скоро за первым, то это второе раздражение не вызывает полного эффекта, какой ему соответствовал бы как раздражению данной силы и при данной наличности сократительных сил, а в иных случаях оно не производит совершенного никакого эффекта.

В противоположность первому фактору, под которым надо предположить химическую почву, с этим фактором могут предполагаться в связи лишь изменения физического характера. Поэтому впоследствии, может быть, они получат обозначение, один — как утомление химическое, другой — как утомление физическое.

Обыкновенно нигде в специальных трактатах об утомлении не обращается внимания на действие этого второго фактора, и он не принимается в счет при явлениях утомления.

Между тем, надо принять, действие его должно сказываться понижением наблюдаемых эффектов как при одиночных ритмических раздражениях, так — и по преимуществу — при тетанизации; притом оно отнюдь не имеет права быть смешиваемо с утомлением от первого фактора.

Выше мы приводили не раз (§ 56 и 70) совершенно убедительные доказательства, что при тетанусе утомление под влиянием одного фактора идет иначе, чем под влиянием другого, что в одном отношении мышца может отдыхать, в другом в то же время утомляться, и наоборот. Все последние явления объяснимы лишь при условии, если признать два различных типа утомления, которые часто осложняют друг

друга, но тем не менее в некоторых случаях могут быть расчленены в известной степени.

Те явления, которые дали повод Кронекеру и Готчу формулировать сказанным образом утомление при тетанусе,— явления эти определялись, очевидно, действием именно второго фактора. Авторы видели, что тетанус при частом раздражении падает очень быстро; они приняли это за выражение полного (а не одностороннего, как оказывается у нас) утомления, за истощение сократительных сил. При этом положении оставалось приписать все утомление «числу импульсов, которое приводило ее в состояние возбуждения», и принять, что это «число импульсов» утомило так же, как оно сделало бы это, если бы оно было распределено на гораздо больший промежуток времени. Но нам теперь стало известно, что очень большая частота раздражения и не доходит до мышцы в соответственном числе импульсов (глава IX).

Стоит только такую тетанизацию, приведшую мышцу к расслаблению, сменить на другое редкое или одиночное раздражение, чтобы доказать немедленно, что это вовсе не есть то утомление, за которое оно принималось, что тут «число импульсов, которое приводило ее в состояние возбуждения» действует другой стороной и дает вовсе другой результат утомления, если эти импульсы иначе распределить во времени. Что это верно и для случая прямого раздражения, это доказано опытами г. Шуенинова на кураризованной мышце, как упоминалось выше (§ 46).

Но и законы утомления при ритмических одиночных сокращениях, как они установлены Кронекером, относятся, по нашему мнению, лишь к влиянию второго фактора на ход утомления мышцы: потому-то они, надо думать, и не обнимают всех явлений (§ 51). По крайней мере так надо полагать по отношению к значению интервала, констатированному им в его опытах.

Может, конечно, казаться странным, как уже замечено выше, сближать интервал, о котором у нас шла речь при те-

таническом раздражении, с его интервалом при одиночных ритмических сокращениях. Сам Кронекер, когда высказывается за сближение явлений при тетанусе и при одиночных раздражениях, имеет в виду, что вся суть дела лежит в «числе импульсов», произведших данное утомление, как бы они ни были распределены во времени (и что оказывается неверным). Мы же имеем в виду именно сблизить со стороны значения интервала, и это на основании следующих доводов.

В главах VIII и IX указывалось, что одиночные акты возбуждения должны скорее и несколько иначе протекать во время тетануса, чем в том случае, когда они разделены очень большим промежутком времени. Так как при раздражении отдельными ритмическими раздражениями, по этому представлению, одиночные акты сокращения протекают около абсциссы медленнее, то здесь, в этих условиях, и может сказаться то же по смыслу значение интервала и при большей его абсолютной величине, чем в случае тетануса.

Кроме того, весьма вероятно, что влияние интервала в опытах с одиночными раздражениями выступает лишь позднее, при большей степени утомления через сокращение или истощение, чем при тетанизации. И в самом деле, так надо принять дело, ввиду следующих слов Кронекера: «Если по какому-либо поводу ритм раздражения прерывается на некоторое время в начале опыта, то не наблюдается, *даже после долгого покоя,* никакого оправления следующих теперь сокращений, хотя бы они упали (перед этим) вполне заметно ниже максимума (первоначального) сокращения».[1] Если еще прибавить к этому то предыдущее время, когда мышца обнаруживает «анормальное отношение», представляя, по автору, «неправильности раздражительности, которые с течением опыта исчезают»[2] и на которые мы указывали выше по особому поводу (дополнение к главе V), то станет очевидно, что

[1] Kronecker, op. cit., S. 211.
[2] Kronecker, op. cit., S. 198.

мышца начинает обнаруживать закон интервала при одиночных раздражениях очень поздно, да и тогда лишь постепенно, а в резкой форме, когда она совершенно истощена.[1]

Поэтому мы и думаем, что интервал в известной работе Кронекера является с тем же значением, что и у нас при тетанусе, но лишь ясно обнаруживается в более поздних стадиях утомления. Если он имеет то же значение, то значит, он должен характеризовать второй тип утомления по нашему подразделению.

91. Но тут сейчас же возникает возражение. Если интервал раздражения и при тетанусе и при одиночных сокращениях играет ту же существенную роль, но лишь в разных стадиях утомления, то к чему с ним связывать особый тип утомления? Не проще ли на делю смотреть так: когда мышца еще мало истощена, то и при меньшем интервале в ней совершаются достаточные восстановительные процессы; когда она истощена сильно, то для восстановления ее химических затрат нужен большой промежуток времени. Значит и здесь дело сводится к утомлению через сокращение, к полному или недостаточному восстановлению через отдых между двумя сокращениями, а вовсе не к особой форме утомления в зависимости от интервала самого по себе.

Это возражение устраняется уже изложенными выше фактами (§§ 56 и 70), что ход утомления в зависимости от величины сократительной деятельности и в зависимости от продолжительности интервала совсем разный, как разный ход представляет и оправление от того и другого утомления. Но, кроме того, можно привести довод, который доказывает, что

[1] Ввиду значения последнего обстоятельства, надо заметить еще, что очень много опытов, и притом типичных, производилось автором в летние месяцы, когда выпрепарованная и раздражаемая мышца умирает очень быстро; следовательно, она находится во время опыта на пути прогрессивно-идущего умирания. Может быть, на это обстоятельство отчасти падают некоторые неожиданные результаты Кронекера, напр. независимость утомления от величины произведенной работы.

нельзя с интервалом соединять такого исключительного представления в деле утомления, какое дается этим возражением. Довод этот заключается в следующем. Если интервал влияет только таким образом, что продолжительность его определяет величину восстановления сократительных сил мышцы от одного возбуждения к другому, то очевидно, как только интервал достаточной продолжительности сменяется на интервал более короткий, недостаточный, должна была бы сразу получиться другая картина: сокращения должны были бы сразу потерпеть убыль в высоте на некоторую определенную разность по сравнению с сокращениями предыдущего интервала. На деле этого не только нет, но иногда наблюдается обратное. Так, на кривой 48, во второй ее половине, мы видели, что когда в случаях *h, i, k* раздражение частоты 20 сменялось повторно на раздражение частоты 72 (тоже максимальной силы), то кривая тетануса после смены не только не падала сразу до той малой высоты, на которой она была *раньше* при частом раздражении, а напротив, первое время после каждой смены обнаруживала наклонность к повышению и только постепенно нисходила до высоты, характеризующей раздражение *Ps*.

Это крайне важный факт в отношении обсуждения явлений возбуждения и явлений утомления. Его можно формулировать словами:

Если мышцу, тетанизировавшуюся раздражением с недостаточным интервалом, тетанизировать некоторое время раздражением с достаточным интервалом, то она за это время получает способность отвечать потом сокращениями и на первое раздражение, каковая способность падает лишь постепенно.

Этот же факт находит для себя выражение в другом явлении.

Так как смена *силы* раздражения от *Ps.* к *Op.* (или suboptimum) имеет по отношению к сути дела то же значение смены частоты раздражения, то на кривой 42 получение мышцей снова способности сокращаться и от раздражения

силы *Ps*. после того, как она раздражалась некоторое время через раздражение suboptimum,— это восстановление способности к сокращениям говорит, так сказать, другими словами то же самое, что и рассмотренный перед этим случай смены двух максимальных раздражений разной частоты.

Из этого факта с убедительностью вытекает вывод:

За интервалом раздражения нельзя признавать исключительно того значения, что продолжительность его целиком определяет величину восстановления сократительных сил мышцы от одного раздражения к другому; необходимо признать, что с интервалом раздражения связаны какие-то и другие изменения в мышце (даже раздражаемой непрямо), которые могут обнаруживать влияние не на одном ближайшем, но в известной степени также и на последующих затем возбуждениях.

В пользу сейчас сделанного вывода говорит также другой факт совершенно обратного с первым характера: при смене раздражения с малым интервалом, переставшего уже сокращать мышцу, на раздражение с большим интервалом, способным привести данную мышцу к сокращениям, эти последние нарастают в высоте не сразу, а лишь постепенно после того, как эта смена совершилась. Таковы, напр., тетанусы *i* и *k* на кривой 48. Следовательно, этот факт, с другой стороны, говорит то же самое: утомление, связанное с малым интервалом, передается не только от одного возбуждения к другому, но оно имеет также и некоторые более продолжительные последствия.

Сейчас приведенные факты наблюдались нами при употреблении в дело тетанического раздражения. Весьма важно заметить, что то же мы находим у Кронекера и при действии одиночных раздражений. Он говорит: «Некоторое отклонение (от прямолинейного, более или менее быстрого падения высот сокращений в ряду в зависимости от менее или более краткого интервала) обнаруживает *постоянно* первая высота после смены темпа, в смысле, или благоприятствующем одиночному сокращению, или подавляюшем, смотря по тому, дей-

ствовал ли перед этим более медленный или более быстрый темп» (стр. 214). Однако на фиг. 10, которая помещается на одной странице с этой цитатой, можно заметить, что отчасти и второе сокращение после смены темпа уклоняется от установленной Кронекером законосообразности.

Значит, и здесь явления удостоверяют, что влияние от повторных раздражений с известным интервалом переживает на некоторое время смену интервала; следовательно, и эти явления говорят, что с интервалом раздражения связано нечто такое, что не позволяет смотреть на интервал с известной исключительной точки зрения. При тетанизации это удостоверяется только гораздо выразительнее, так как там влияние частоты, предшествующей смене раздражения, дает последействия, отражающиеся не на одном-двух раздражениях нового интервала, а на целых десятках их.

Совпадение влияния интервала также и в этом отношении является еще одним из доводов, что интервал и в случае тетанизации и в случае одиночных ритмических раздражений является с одним и тем же значением.

Как видно, значение это *не есть только значение паузы между двумя возбуждениями* для покрытия истощения мышцы, а оно сказывается более продолжительными последействиями.

Для дальнейшей характеристики этих последних (а следовательно, и значения интервала) важно обратить внимание на то, что они (последействия) при одной и той же величине интервала могут быть крайне несходными. Именно, последействие находится в какой-то сложной зависимости от стадии тетанизации, что особенно ясно замечается при употреблении большей частоты раздражения. Так, на кривой 49 в конце тетанусы между *l* и *m*, *m* и *n* нарастают очень постепенно, тогда как тетанусы более ранние, между *i* и *k*, *k* и *l*, поднимаются гораздо быстрее. Разница между ними та, что последние падают на время восхождения вторичного поднятия, первые же на стадию падения вторичного поднятия. Если обратить внимание на начало кривой, то и здесь приблизи-

тельно оказывается та же зависимость: пока быстро развивается первичное падение, отходящие от него тетанусы нарастают медленнее, чем потом в долине (*g—h, h—i*).

Эти явления указывают на то, что утомление, связанное с интервалом, находится в какой-то зависимости от условия, какими сократительными эффектами сопровождается раздражение данной частоты. Эта зависимость исследовалась подробно в главе V; описанные там последействия от тетанизации «силы *Ps.*», столь отличные от последействий при тетанизации «силы *Op.*» (что сводится по сути дела на тетанизацию низкой частоты), и характеризуют эту зависимость. Соображая все там сказанное, приводя его в соотношение с результатами главы VI, зависимость эту можно формулировать таким образом: максимальные раздражения большой (средней или высокой) частоты, пока они сопровождаются значительными сократительными действиями, ведут к сильному утомлению мышцы, которое, однако, не стоит в прямом отношении к внешней или внутренней работе сокращения, которое выражается, по прекращении раздражения в этот момент, резко выраженными в смысле этого утомления последействиями, а при продолжении раздражения — резким падением тетануса; но когда этот последний упал, то же раздражение начинает утомлять иначе, так что под действием его слагаются условия для нового поднятия тетануса (вторичное или третичное поднятие). Отсюда-то и становится возможно то, что говорилось там на стр. [*254*]. «Мышца под действием тетанизации силы *Ps.* (т. е. максимальное раздражение средней или большой частоты) может переживать внутренно очень несходные состояния, представляя в то же время наружно, до интенсивности сократительных действий, повидимому, одно и то же».

Если вдуматься, то эти явления представляют глубокий интерес для уяснения условий возбуждения, в особенности тетанического. В самом деле все это — явления, факты; гипотетического здесь пока ничего нет: глава V доказала, что явления утомления от действия раздражения с данным интервалом

могут быть крайне несходны, даже противоположны в разных стадиях тетанизации; глава VI выяснила, что причины этого надо искать в том обстоятельстве, что утомление при данном интервале идет совершенно разно, смотря по тому, сопровождается ли оно сократительными эффектами или нет. В последнем случае во время раздражения даются известные условия для отдыха и через то — для возобновления эффектов возбуждения. Следствием этого является *крайне грубая периодичность в действии тетанического раздражения,* выражающаяся вторичным и третичным поднятиями тетануса. Эта грубая периодичность в высокой степени поучительна, если, исходя из нее, проследить явления возбуждения в зависимости от интервала дальше. Тогда окажется возможным сблизить, связать и уяснить себе, насколько допускают современные знания, явления, повидимому, крайне далеко стоящие друг от друга, не имеющие друг с другом точек соприкосновения.

Но прежде чем перейти к рассмотрению по сути дела явлений возбуждения в зависимости от интервала, мы резюмируем эти рассуждения и сделаем одно применение их к объяснению встреченных нами явлений.

Итак, необходимо при изучении явлений утомления считаться с интервалом раздражения, как с особым фактором, отличным от утомления через сократительную деятельность мышцы.

Поэтому утомление, связанное с данною величиною внутренней и внешней работы мышцы, может получиться крайне разное в результате, смотря по тому, с каким интервалом раздражение вызвало данную работу.

С другой стороны, утомление от раздражения с данным интервалом оказывается в результате разным, смотря по тому, какой величины сократительными эффектами раздражение в данный момент выражается.

Так как утомление в зависимости от величины сокращения и от продолжительности интервала идет разно, как и отдых, то становится понятным парадоксальный факт, конста-

тированный в конце кривой 2. Эта кривая была приведена нами в начале изложения как пример той пестроты явлений, с которою встречается исследование смены силы тетанического раздражения во время самого раздражения. Теперь над толкованием ее нам уже нет надобности подробно останавливаться, так как, очевидно, в первой половине смена силы раздражения имеет дело с двумя *Op.*, первым и вторым. Но для нас оставалось до сих пор совершенно непонятным явление в конце кривой: почему смена силы раздражения и от 17 см к 20 см и, наоборот, смена на 20 после 17 ведут к повышению тетануса. Объясняется это крайне просто. Раздражение 20 см лежит около *Op.*, раздражение 17 см около силы *Ps.* Пока первое действует, препарат мало утомляется через недостаточный интервал, мышца отдыхает в этом направлении и становится способной действовать снова и на такое раздражение (как на кривой 42 после тетанизации *a, b, c*). Напротив, второе раздражение, вступая в действие, ведет гораздо быстрей, чем первое, к падению тетануса, и, следовательно, оно создает условия для отдыха в том смысле, как он (отдых) происходит во время состояния *Ps.*, т. е. вследствие меньшего утомления через сокращение. Поэтому мышца за время раздражения 17 получает способность сокращаться на раздражение 20 см, как близкое к *Op.*

Таким образом, становится возможным объяснить и этот факт, самый странный, с каким нам пришлось встретиться в начале исследования и который угрожал совершенной безнадежностью стремлениям отыскать какие-либо законосообразные соотношения между колебаниями силы раздражения и величиной эффекта. Теперь нам известно, что и этот случай есть лишь частный пример для характеристики возбуждения в зависимости от продолжительности интервала при данной наличности сократительных сил мышцы.

Мы должны были довольно долго останавливаться над общей установкой и характеристикой значения интервала. Но это было необходимо, во-первых, потому, что очень важно

ставить вопрос о значении интервала раздражения с возможно широкой точки зрения и, во-вторых, потому, что капитальным трудо́м Кронекера формулируются теперь законы утомления мышцы, а в силу этого всякое уклонение от такого понимания явлений утомления должно выяснить детально свое отношение к ним. Данные Кронекера характеризуют, по нашему мнению, именно утомление через недостаточный интервал лишь в неизвестном осложнении его через вмешательство первого фактора. Между тем, эти данные принимаются за выражение утомления именно через этот первый фактор.[1]

92. Предыдущее доказывает, что можно и необходимо ставить вопрос о значении интервала раздражения в самой общей форме, и в то же время утомление, связанное с этим моментом, рассматривать как фактор, отличный от утомления через сокращение.

Каким образом, на основании каких его свойств могло бы быть связано с недостаточным интервалом утомление sui generis? Почему затруднено тогда появление одиночных сокращений? Почему тетанус стремится упасть до нуля, мышца в то же время приходит в особое состояние (*Ps.*)?

При такой общей постановке вопроса о значении недостаточного интервала раздражения в деле возбуждения ответ на него надо искать в основных свойствах мышцы.

В самом деле, при этом следует прежде всего припомнить самый первый по времени и основной факт, найденный Гельм-

[1] Ввиду этого было бы желательно рассмотреть еще раз экспериментально явления утомления при одиночных сокращениях. Возможно, окажется, что при более частом темпе раздражения мышца на долее сохранит свою способность к деятельности, чем при темпе редком, именно: впадая в некоторой степени в состояние *Ps.*, во время которого утомление идет далеко уже не так, как за время сократительных действий мышцы (глава VI). Возможно, что и при одиночных раздражениях дело утомления вовсе не сводится исключительно к тому, что «только число импульсов, которые привели мышцу в состояние возбуждения, определяет высоту ее теперешней способности к деятельности».

гольцем:[1] если второе максимальное раздражение следует за первым через промежуток времени меньше $^1/_{600}$ сек., то оно остается без эффекта, явлений superpositio от второго раздражения не происходит.

С общей точки зрения, на которую мы поставили вопрос, данный факт представляется не чем иным, как числовым выражением недостаточного интервала раздражения для свежей мышцы и, следовательно, элементарным выражением продолжительности утомления в зависимости от этого фактора.

Недавно Сьюолл[2] производил с маятниковым миографом опыты, подобные опытам Гельмгольца. Он находит, что уже при интервале раздражения $^1/_{1000}$ сек. замечаются в слабой форме явления складывания и что эта величина в значительной степени изменяется в зависимости от утомления — доходит до $^1/_{200}$ сек.

Эти числа очень малы. Но если не обращать внимания на ничтожные прибавки от второго раздражения, то в сущности получится другая несколько картина; все время пока длится стадия скрытого раздражения ($^1/_{100}$, по Гельмгольцу) от первого импульса, следующий ему второй не вносит существенных изменений в форму и высоту получающегося сокращения.

Новыми исследованиями, в особенности Гада, Мендельсона и Тигерштедта при употреблении очень тонких методических приемов, продолжительность времени скрытого раздражения укорочена значительно, по сравнению с найденной Гельмгольцем,— до 0.004 сек. С указанными числами и необходимо считаться при обсуждении предмета.

Было бы крайне важно для выяснения основных условий возбуждения определить точнее, как фаза невозбудимости увеличивается по продолжительности в зависимости от истощения мышцы. Это мы точно не знаем; но когда в очень поздних стадиях утомления мышца перестает у Кронекера

[1] Helmholtz, Monatsber. d. Berl. Acad., 1854, S. 328.
[2] Sewall, Journ. of Physiol. 1879, t. II, p. 164—190.

отвечать на раздражения, следующие друг за другом через интервал в 2 или 3 сек. и та же мышца сокращается при раздражениях через 6 сек., то можно думать (руководствуясь представленною выше необходимостью принимать интервал раздражения в широком и общем значении), что тут дело идет о тех же основных условиях возбуждения, что и в опытах Гельмгольца и Сьюолла. Разница лишь количественная. Чтобы второе раздражение могло вести к эффекту, оно на свежей мышце может следовать за первым через интервал, равный сотым долям секунды; на сильно истощенной мышце для того же необходим интервал в несколько секунд. Такое сближение заставляет предположить, что фаза невозбудимости с утомлением мышцы не только растет быстро со стороны продолжительности, но, наконец, превышает в этом отношении акт укорочения мышцы. И в самом деле, в пользу этого мы приведем дальше некоторые наблюдения; теперь же укажем только на то, что параллель такому явлению представляла бы мышца сердца. Последняя, по исследованиям Марея,[1] подтвержденным во всем существенном Гильдебрандом,[2] при каждой систоле представляет длинную фазу невозбудимости, которая исчезает лишь постепенно. Мы постараемся дальше связать рядом постепенных градаций сближенные таким образом экстремы.

Чтобы вывести из этих основных условий возбуждения те следствия, которые необходимы нам для объяснения известного явления тетанизации (состояния *Ps.*), необходимо предположить, что второе раздражение, падая на фазу невозбудимости после первого и само оставаясь без внешнего эффекта (сокращения), тем не менее создает такие же условия невозбудимости для третьего импульса, следующего за ним достаточно быстро, третий — для четвертого и т. д.

---

[1] Marey, Journ. de l'anat. et de la physiologie, 1877, p. 60—83.

[2] Hildebrand. Jahresber. über d. Fortschritte d. Anat u. Physiologie, VI, S. 51. Подробно реферирована работа, напечатанная в: Nordisk medic. Arkiv, IX, № 15.

Это свойство мышцы не установлено опытами, подобными опытам Гельмгольца и Сьюолла по отношению к двум первым раздражениям, но оно находит подтверждение на другом пути. Мы видели (§ 73), что целый ряд исследователей (Гарлесс, Гейденгайн, Энгельманн, Грюнхаген) утверждают, что на очень большую частоту раздражения нервно-мышечный аппарат начинает, наконец, реагировать, как на постоянный ток, т. е. сокращение получается только в момент приложения раздражения. Хотя в числах эти исследователи и расходятся, но это немудрено, так как явление есть функция не только частоты раздражения, но и силы и других второстепенных условий. Правда, эти исследователи пользовались все перерывами постоянного тока; следовательно, токами одного направления, причем возникают легко условия для электротонических явлений, т. е. собственно посторонних для дела возбуждения; но и этим всего объяснять нельзя. Как указывалось выше, из прекрасных опытов Энгельманна выходит несомненно, что при раздражении мышцы с нерва в этих условиях есть стадии действия все усиливающейся частоты раздражения, когда мышца перестает тетанически сокращаться, хотя по нерву идут еще к ней периодические волны возбуждения.

Следовательно, опыты, подобные этим, могут служить для доказательства предположения, сделанного нами в дополнение к факту Гельмгольца, именно, что при очень малом интервале раздражения данное раздражение в ряду, само оставаясь без видимого эффекта возбуждения в мышце, тем не менее создает условия невозбудимости для действия такого же, следующего за ним.

И если сличить предельные числа, с одной стороны, Гельмгольца и Сьюолла ($^{1}/_{600}$—$^{1}/_{1000}$ сек.) для двух смежных раздражений, с числами, с другой стороны, Энгельманна (400—1000 и несколько более в 1 сек.) для тетанизирующих раздражений, то результат получается близкий (хотя в одном случае

раздражение производится индукционным током, в другом перерывами постоянного тока).

К этим основным явлениям раздражения мышцы легко свести наш случай раздражения *Ps.* Надо только прибавить к этому, что период невозбудимости, или утомление через недостаточный интервал, увеличивается значительно со стороны продолжительности в зависимости от утомления мышцы через сокращение или истощение. А это самое естественное допущение, и оно имеет за себя, наконец, прямые данные в опытах Сьюолла, как упомянуто выше. Поэтому, когда мышца тетанизируется сильными индукционными токами в пределах колебаний прерывателя 70—250 в 1 сек., она сначала еще способна сокращаться: эта частота раздражения ниже того, что мы могли бы назвать «абсолютный *Ps.* раздражения», т. е. раздражение *Ps.* для свежей мышцы. Но по мере того как мышца утомляется через сокращение (а оно может быть вызвано предварительной тетанизацией и малой частоты, что не подходит совершенно под взгляд Кронекера и Готча на утомление в зависимости от частоты раздражения), она начинает относиться к такому раздражению, как к раздражению с недостаточным интервалом, как свежая мышца при интервале в опытах Гельмгольца и Сьюолла $^1/_{600}$—$^1/_{1000}$ сек. Однако дело еще не зашло так далеко, чтобы эта мышца перестала реагировать сокращениями на раздражение с интервалом более продолжительным, напр., на частоту раздражения в 20—40 перерывов. И вот получаются явления значительного тетанического сокращения такой расслабленной мышцы, как только производится смена на раздражение меньшей частоты или на раздражение меньшей силы при той же частоте (70—250), что по сути дела одинаково.

Таким образом, объясняются исходные парадоксальные наблюдения, т. е. объясняются в том смысле, что они сводятся к основному свойству мышцы: представлять некоторое время после действия на нее одного раздражения невозбудимость для последующего раздражения — своего рода перехо-

дящее утомление, которое должно быть отличаемо от утомления, связанного с сократительными действиями мышцы. Должно быть отличаемо потому, что для возникновения этого утомления не необходим вовсе сократительный акт; оно действует и тогда, когда раздражения не сопровождаются сокращениями мышцы, когда они остаются в скрытой форме, почему эта форма утомления и может быть названа утомлением через скрытое раздражение.

Прежде чем поставить вопрос о внутренней подкладке или причине, лежащей в основе фазы невозбудимости, мы должны еще рассмотреть другие фактические данные, характеризующие зависимость эффекта раздражения от интервала.

93. Исходя опять из основных пунктов учения Гельмгольца о складывании эффектов двух раздражений, рассмотрим теперь явления тетанизации *Op.* и тетанизации переходной между *Op.* и *Ps.*

Пока дело идет о раздражении *Op. частоты* или ниже, при максимальной силе его, явление представляется довольно простым. Мышца, как мы доказывали выше (§§ 76 и 88), совершает во время тетануса известное число отдельных сокращений, соответствующих строго частоте раздражения. При этом каждое последующее сокращение налегает на предыдущее в нисходящей части последнего, а потому тетанус тогда в действительности есть не сплошной, а зубчатый. Так как это наблюдалось нами при частоте раздражения 50—75, должно наблюдаться, по нашему мнению, также и несколько выше, то необходимым требованием для такого факта, чтобы привести его в согласие с учением Гельмгольца, является предположение, что во время значительного тетанического укорочения единичные акты возбуждения и сокращения протекают скорее и несколько иначе, чем в том случае, когда мышца совершает действительно одиночное сокращение (§ 77).

Приблизительно в таком же виде представляется дело, когда на мышцу действует раздражение *Op.*, данное большой частотой, но при соответственной силе раздражения (*Op*

силы раздражения). Разница лишь та, что теперь действуют на мышцу умеренного числа возбуждения перекомбинированного или суммированного происхождения. И так как этот процесс для отдельных мышечных элементов протекает, вероятно, не совершенно одновременно, то здесь лишь труднее уловить миографически прерывистую натуру тетануса.

Чтобы составить себе представление о том, в каких отношениях друг к другу находятся два смежных возбуждения при раздражении *переходом между Ор.* и *Ps.,* для этого весьма важно обратить внимание на внутренние периодические процессы, характеризующие такое раздражение и анализируемые телефонически. Если допустим параллелизм между последними и механическими действиями мышцы, на возможность чего указывалось выше (глава IX, § 88), то вместе с этим получим указания, в каких отношениях друг к другу должны находиться и отдельные сокращения, составляющие такой тетанус.

Всего лучше взять для характеристики внутренних периодических процессов при таком переходном раздражении между *Ор.* и *Ps.* случай тетанизации 250 перерывами индуцирующего тока. Ведь эта частота раздражения лежит уже выше *Ор.* даже для свежей мышцы, и, следовательно, она должна характеризовать эти переходные формы, пока она сопровождается мышечными сокращениями, пока не развилось состояние *Ps.*

Нам известно, что наблюдается при такой тетанизации: сначала музыкальный тон, но более низкий, чем 250 колебаний, обыкновенно на октаву, потом шум, переходящий, наконец, в рокот. Все это при непрерывно действующей максимальной силе раздражения.

Пока слышится от мышцы музыкальный тон на октаву ниже, дело представляется в следующем виде: второй после предшествующего возбуждения импульс падает на фазу невозбудимости, потому-то он и остается без эффекта; между тем

третий импульс приходит в мышцу, когда эта фаза миновала, потому он и сопровождается эффектом.

В самом деле, это самое вероятное объяснение мышечного тона, получающегося на октаву или квинту ниже тона раздражения, каковое явление еще раньше нас при другой частоте, зато и на другом животном (кролик), наблюдали Бернштейн и Ловен. Это объяснение дословно может быть перенесено и на другой факт, который констатирован почти всеми авторами, исследовавшими мышечные тоны, именно: хотя для тетанизации употребляются иногда раздражения, где замыкательные и размыкательные индукционные удары выравнены со стороны раздражающей силы, тем не менее от мышцы слышится тон, самое большее, соответствующий числу колебаний прерывателя, но никогда — двойному числу, как это должно было бы быть, если бы возбуждали и замыкательные и размыкательные индукционные токи. Исключение из этого правила наблюдалось только в одном случае у Гельмгольца при прерывателе 120 колебаний в 1 сек., в опыте на теплокровном животном. Но это единственное исключение настолько же понятно с точки зрения этого объяснения, как и самое правило. Вероятно, в этом опыте Гельмгольца интервал между двумя индукционными токами обратного направления был с обеих сторон приблизительно одинаков; а с другой стороны, мышца теплокровного 240 колебаний воспроизводит соответственным тоном еще легко. Обыкновенно же при тетанизации интервал между замыкательным и размыкательным индукционными ударами очень мал, между тем интервал между размыкательным ударом и замыкательным сравнительно длинен, и тем длиннее, чем реже колеблется прерыватель. Первый интервал выходит коротким даже при сравнительно небольшой частоте колебаний молотка Гальске, как можно убедиться, записывая его колебания сигналом Депрэ. Следовательно, хотя бы индукционные удары и были выравнены, все-таки их взаимным отношением во времени даны

условия для того, чтобы один из них падал на фазу невозбудимости от предшествующего возбуждения. Поэтому-то такое явление, как отсутствие мышечного тона двойного числа колебаний прерывателя, и может быть подведено под одну и ту же причину с явлением мышечного тона на октаву ниже тона раздражения. То и другое явления одинаково становятся в определенной зависимости, с одной стороны, от частоты или интервала импульсов, с другой стороны,— от подвижности данной мышцы, от ее способности вибрировать, каковая способность изменяется с родом животного, степенью утомления и т. д.

После этого отступления, поучительного, впрочем, и для рассматриваемых отношений, возвращаясь к тому, что наблюдается на мышце при дальнейшей тетанизации сильными индукционными токами прерывателя 250 колебаний, мы должны рассмотреть шум и рокот — последующие выражения тетанической возбудимости мышцы. Как представлять себе смену возбуждений при *шуме?* Намек на это получается, если обратить внимание на то, что ему предшествует и во что он переходит потом. Ему предшествовал музыкальный неизохронный тон, переходит он в *рокот.* Этот последний кажется также не трудным для толкования. Он — явление периодическое, сравнительно небольшого числа колебаний. Объяснить его можно так же, как и более ранний неизохронный тон. Так как он встречается на мышце сильно утомленной, то объяснить его происхождение можно таким образом: теперь после каждого образовавшегося единичного акта возбуждения следует довольно длинная фаза невозбудимости, во время которой не один уже, как в первом случае, а многие импульсы остаются без эффекта; только когда эта фаза ослабеет, опять один такой импульс из ряда все следующих непрерывно импульсов вызывает возбуждение и обусловливает новую длинную фазу невозбудимости. В этом объяснении происхождения рокота при *сильных, максимальных* раздражениях и на *сильно утом-*

ленной мышце, повидимому, ничего нет натянутого.[1] Еще раньше, на основании других доводов (стр. [*411*]), мы приходили к заключению, что фаза невозбудимости при утомлении мышцы должна сильно удлиняться и переживать акт сокращения, вызванного возбуждением, которое дало происхождение и ей самой (фазе невозбудимости).

---

[1] Легко видеть, что это происхождение *рокота* совершенно отлично от того, какое выше (стр. [*374*]) дано было рокоту, наблюдаемому при submaxim'альных раздражениях и на *свежей* мышце. Этот последний мы сводили к явлениям суммирования слабых возбуждений и притом, вероятно, в нервных окончаниях. Такое объяснение охотно принимается, когда речь идет о подмаксимальных раздражениях. Однако нельзя не указать на возможность и тот рокот объяснять так же, как и только что рассмотренный, т. е., что он есть также следствие периодического выпадения в возбуждающем действии импульсов или следствие периодически возвращающейся возбудимости. Для этого надо только предположить, что слабые возбуждения, протекая и на свежей мышце медленнее, чем сильные, обусловливают длинную фазу невозбудимости для новых *таких же слабых* импульсов. В самом деле, сходство между сравниваемыми явлениями есть и с той стороны, что *слабые сокращения свежей* мышцы протекают медленнее, чем сильные, и напоминают ход одиночного сокращения *утомленной* мышцы. Понятно, можно возразить против этого второго толкования; однако отрицать совершенно его пока нельзя. С решительностью можно было бы судить об этом, зная абсолютную раздражающую силу отдельных индукционных токов, составляющих данный прерывистый ток.

Оставляя, ввиду этого, открытым вопрос о способе происхождения рокота при слабых тетанических раздражениях, мы укажем лишь в дополнение к характеристике того и другого из них на следующее. Эффекты возбуждения мышцы, связанные с тем и другим рокотом, сильно различны: когда мышца отвечает на раздражение рокотом при submaxim'альных раздражениях, она производит значительные тетанусы, характеризующие (на мышце даже утомленной) раздражение *Op*; когда же она под действием максимальных раздражений переходит в позднейших стадиях тетанизации к рокоту, возбуждение ее выражается очень слабыми сократительными действиями, стоящими близко к *Ps*. Потому-то мы более склонны проводить резкую разницу в происхождении того и другого рокота.

Весьма вероятно, что совершенно аналогичное с таким рокотом происхождение имеет более или менее неправильно колеблющийся, зубчатый тетанус, наблюдаемый в дальнейших стадиях тетанизации, преимущественно во время третичного поднятия, и каковое явление никак нельзя целиком относить к неправильным действиям прерывателя (§ 26). Хотя в иных случаях такой волнистости и не наблюдалось миографически, но нечто соответствующее ей можно было наблюдать глазом в виде фибриллярных сокращений. Следовательно, и эти последние получают для нас свой определенный смысл и свое место: они суть тоже выражение продолжительной фазы невозбудимости на сильно истощенной мышце.

Если мы теперь перейдем к мышечному *шуму,* после того как рассмотрели то, что наблюдается во время продолжающейся непрерывно тетанизации (250 колебаний прерывателя у индукционного аппарата), с одной стороны, до него, а с другой, после него,— взгляд на происхождение и этого выразителя тетанического возбуждения намечается с большою определенностью. В самом деле: ему предшествует звуковое явление (неизохронный с раздражением музыкальный тон), характеризующее выпадение действия некоторых раздражающих импульсов, некоторую фазу невозбудимости; за ним следует звуковое явление (рокот), указывающее на существование в мышце тех же моментов, но еще гораздо сильнее выраженных. Значит, не остается ничего больше, как смотреть на шум с той же точки зрения: он есть также выражение периодически возвращающейся возбудимости, когда фаза невозбуждения стала настолько длинна, что из импульсов данной частоты, сопровождающихся эффектом, не может сформироваться музыкальный тон, и в то же время эта фаза не сделалась еще настолько продолжительна, чтобы получалась редкая периодическая возбудимость, выражающаяся в рокоте. Так как фаза невозбудимости должна развиваться и исчезать, очевидно, не совершенно одновременно для разных мышечных элементов данной мышцы, то, понятно, звуковое выражение

этих отношений не может иметь совершенного, однородного периодического характера. Действительно, таково и есть это звуковое явление шум, как я подробно рассматривал в другом месте.[1]

Чтобы быть последовательным и видеть, куда ведут эти факты и сопоставления, необходимо представить себе следующее. Как для случая раздражения *Op.* мы принимали, что всякое последующее одиночное сокращение, входящее в образование тетануса, отходит от *нисходящей* части предыдущего, так есть основания представлять себе дело и в случаях возбуждения мышцы, выражающихся неизохронным музыкальным тоном или рокотом. Основания даются настолько, насколько принимается параллелизм между электрическими выражениями возбуждения, с одной стороны, и механическими, с другой (§ 88).

Для позднейших стадий тетанизации такой параллелизм становится, как видно, опять заметно выраженным (рокот, волнисто-зубчатая форма кривой). Так как телефонический шум занимает промежуточное место между музыкальным неизохронным тоном и рокотом, то и ему следует приписать то же самое, что и этим звуковым явлениям: т. е. он характеризует также такое тетаническое возбуждение, где составляющие одиночные сокращения отходят каждое от *нисходящей* части ему предшествующего. Известным подтверждением этой мысли служит то, что во всех случаях, когда токи действия мышцы выражаются в телефоне шумом, то же звуковое явление получается и при непосредственном исследовании ухом производимых мышцею сотрясений.

Таким образом, мы пришли к заключению, что *тетанус может быть рассматриваем во всех случаях тетанизации как составленный из одиночных сокращений, где каждое последующее одиночное сокращение отходит от нисходящей части предыдущего одиночного сокращения.*

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 48—51 [*58—61*].

94. Такой теоретический вывод может казаться, с одной стороны, не вносящим ничего нового, с другой стороны, напротив, противоречащим основным положениям учения о складывании сокращений.

В самом деле, хотя принимается обыкновенно всеми физиологами прерывистая натура тетануса, однако *полной теории тетануса* никто не пробовал дать, ввиду всего наличного современного материала. Тетанус считается явлением прерывистой, колеблющейся натуры еще со времени известного опыта Дюбуа-Реймона (вторичное сокращение с мышцы); считают его слившимся из одиночных мышечных сокращений, но определенной картины этих отношений не намечено. Когда в более новое время Кронекер и Штирлинг пробовали подвергнуть его некоторому анализу, они приходили к выводу, что, с одной стороны, мышца походит на телефон по способности воспринимать громадное и неограниченное число возбуждений и воспроизводить их соответственным числом вибраций, а с другой стороны, что та же мышца при очень небольшом числе импульсов (несколько десятков в секунду) приходит в совершенно сплошной тетанус. Последнее теперь принимается обыкновенно, как мы видели по цитатам на стр. [*351*], и другими исследователями, особенно когда они в своих взглядах на тетанус исходят из явлений складывания двух сокращений.

Как же в самом деле наш теоретический вывод, стремящийся внести параллелизм в электрические и механические явления тетанического возбуждения, стремящийся свести эти явления к некоторому единству в изменяющейся зависимости от интервала,— как этот вывод примирить с тем твердо стоящим фактом, что когда дело имеют с двумя раздражениями, то при некоторой последовательности во времени второго импульса наложенное второе сокращение отходит от восходящей части предыдущего (Гельмгольц, Сьюолл, Кронекер и Галль)?

Ответ на этот вопрос является в зависимости от того, как смотреть на явления складывания двух сокращений. Может

быть, допустимо смотреть на явления таким образом: здесь, как и при тетанусе, нет в действительности ни в каких условиях интервала слияния двух сокращений; *новое возбуждение и сокращение может получиться лишь в том случае, когда положен конец предыдущему возбуждению и сокращению.*

Рассмотрим кратко, насколько возможен такой взгляд на дело. Существенный факт при явлениях superpositio тот, что второе наложенное сокращение отходит от первого так, как оно отходило бы от абсциссы; оно представляет то же течение и только приподнято целиком на высоту, достигнутую ранее первым сокращением. Этим дается мера высоте двойного сокращения. Заметим, что двойное сокращение должно получиться одной и той же высоты, будет ли второе наложено на первое при известной ординате последнего в восходящей части, или при той же ординате в нисходящей части. Такой факт, противоречащий всяким ожиданиям, как замечает и сам Гельмгольц, до сих пор не вызвал никакого объяснения. Он становится совершенно понятен при нашем взгляде на явления накладывания. Очевидно, первое сокращение перестает действовать, когда вступает в действие второе: если бы оно продолжалось одновременно со вторым, то течение кривой после присоединения второго сокращения и общая высота должны были бы получиться крайне различные в двух сравниваемых случаях.

С нашей точки зрения явление и должно быть таким, как оно наблюдается в действительности. А в действительности оно не совершенно соответствует общей формуле, данной Гельмгольцем, как это доказано более детальным анализом со стороны исследователей, поименованных вслед за ним: двойное сокращение при некоторых интервалах получается выше данного общей формулой, при других интервалах — ниже. И эти уклонения в деталях не только не ослабляют наш взгляд, но, напротив, ими это требуется в известной степени. Когда в следующих параграфах мы будем рассматривать интимную сторону отношений преемственности между двумя

возбуждениями, станет ясно, что при смене одного возбуждения на другое нельзя и ожидать эффектов, строго соответствующих валовой норме, указанной Гельмгольцем. Следовательно, возможность уклонений у Сьюолла, Кронекера и Галля от правила, данного их предшественником, предусматривается, так сказать, вперед с такой точки зрения.

Итак, наблюдаемые высоты двойных сокращений гармонируют с допущением, что эффект от второго импульса развивается так, как это могло бы быть при прекращении действия от первого импульса. Но как к этому допущению будет стоять форма кривой двойного сокращения? Для ответа на данный вопрос нам необходимо, конечно, рассмотреть только то, что относится к наложению второго сокращения в восходящей части первого. Чтобы короче и конкретнее подойти к явлениям, укажем на данные Сьюолла: углубление между двумя сокращениями наблюдается еще при интервале 0.026 сек. Так как по нему наибольшее накладывание получается при интервале 0.048 сек., то, очевидно, предыдущий случай относится к случаю накладывания в известной части восходящей половины первого сокращения. По нашим представлениям требуется, чтобы углубление наблюдалось и при еще меньших интервалах, чем 0.026, пока только не прекращаются положительные эффекты от второго раздражения. Это может быть верно теоретически, но на опыте этого может не наблюдаться по совершенно внешним условиям. Надо иметь в виду, что когда мышца начинает писать восходящую часть первого сокращения, всем пишущим частям, связанным с ней, дается известный сильный толчок в определенном направлении. Если мышца тогда и проделывает то углубление, какого можно ожидать при затушении одного возбуждения и при переходе к другому, то ожидать уловить это миографически ни в коем случае нельзя по инертности пишущих приспособлений. Дело другое при тетанусе. На высоте последнего пишущий рычаг не делает таких сильных экскурсий; поэтому и там возможно

без труда записать, как было видно выше, до 75 вибраций мышцы в 1 сек.

Читатель может найти странным такой оборот толкований: исходить для объяснения тетануса из учения о наложении двух сокращений и прийти затем к толкованию этого последнего факта на основании явлений тетануса. Но и тот и другой факт, т. е. и тетанус и двойное сокращение — явления сложные и по сложности, может быть, мало уступают друг другу. Не смея далее затягивать изложение дальнейшим развитием доводов в пользу последних толкований, мы укажем еще лишь на то обстоятельство, что явление superpositio ни в каком случае нельзя целиком сводить к складыванию двух механических эффектов, как то пытались, напр., сделать в цитированной работе Кронекер и Галль, и зато постоянно встречались с противоречащими фактами. Что это так, несомненно доказывается опытами Сьюолла: если действие первого раздражения на мышцу не могло обнаружиться, если последняя была задержана от укорочения электромагнитом и потом отпущена, то усиливающее действие от первого возбуждения тем не менее сказывалось на общем эффекте; сокращение при двойном раздражении в таких условиях получалось даже выше и продолжительнее, чем если бы мышца не была задержана на время от сокращений. Но в то же время явления superpositio не соответствуют, как видно, и простому складыванию двух *возбуждений,* так как течение кривой после присоединения второго импульса вовсе не отвечает двойному эффекту возбуждений, а более или менее приближается к тому, что должно было бы получиться, если бы первое возбуждение уступило место второму. Поэтому мы и питаем надежду, что явления накладывания двух сокращений и в их валовой норме и в их уклонениях всего легче могут быть объяснены на пред положенном пути, по образцу того, что констатировано выше для случая тетануса, именно: последующее возбуждение должно ускорять наступление падения эффектов от предыдущего возбуждения, и само в свою очередь может вступить

в действие, лишь пережив фазу невозбудимости, оставленную предыдущим возбуждением. Следует только попытаться определить ближе, какова могла бы быть интимная подкладка такого процесса (следующие параграфы).

По отношению же к самому тетанусу развиваемая здесь точка зрения вносит известное единство во все явления. Колебания токов действия в мышце, производимые мышцею звуковые вибрации, более грубые (механические) изменения ее формы при тетанусе — все эти явления связываются друг с другом самым тесным образом и подводятся под определенную зависимость от частоты раздражения. Как влияние последней должно видоизменяться с изменением общего утомления, для этого на основании опытных данных указывается совершенно определенный ход. Все сводится: 1) к продолжительности фазы невозбудимости от предыдущего возбуждения для нового и 2) к скорости, с какою эффекты этого второго возбуждения должны будут затушиться под влиянием еще нового, третьего возбуждения.

Первое делает понятным, что, начиная от известной частоты, при всякой большей частоте мышца должна отвечать шумом и шумом на тетаническое раздражение. В самом деле, если мышца в данном состоянии представляет данную фазу невозбудимости, все раздражения, падающие на нее за это время, должны оставаться без эффекта. Наконец, ввиду этого изменяющегося фактора, сближаются и располагаются в один последовательный ряд явления, повидимому, крайне далеко отстоящие друг от друга: обыкновенный мышечный тон (соответствующий простому, а не двойному числу колебаний прерывателя, хотя бы для этого были выполнены условия со стороны индукционных токов обратного направления), музыкальный неизохронный тон, шум, рокот, колеблющийся зубчато, неровный тетанус, фибриллярные сокращения в дальнейших стадиях тетанизации, периодическая возбудимость сердца. В самом деле, последний, столь одиноко стоящий факт, является для нас только более грубо выраженным (соот-

ветственно своей малоподвижной мышце) звеном в цепи последовательно изменяющихся в известном направлении явлений.

Через это дается указание, как смотреть на этот последний факт; и обратно, можно извлечь в свою очередь из этого самого факта соображения для явлений возбуждения мышцы скелета.

Второе давало бы понять, почему при раздражении выше *Op.* частоты тетанус должен достигать все меньшей и меньшей высоты. Объясняется это так же, как выше сделано по отношению к случаю накладывания второго сокращения на первое в начале восходящей части последнего. Чем скорее второй импульс придет вслед за тем, как начал действовать первый, тем он раньше остановит действие этого последнего, если только он сам не падает на фазу невозбудимости. При раздражениях, близких к *Ps.* частоты, всякое последующее возбуждение и должно становиться в такое отношение к предыдущему возбуждению. Следовательно, помимо неодновременности и несогласия процессов трансформирования периода возбуждений в отдельных мышечных элементах, на что указывалось выше (§ 88), можно предположить еще другие причины, почему в таких случаях тетанизации тетанус не достигает полной высоты.

Предшествующее представляет попытку рассмотреть явления тетануса с точки зрения законов для складывания двух сокращений. Если тут приходилось прибегать к странному способу — менять ролями объясняемое и объясняющее, то едва ли это можно ставить в вину нам: повод к этому дается самой сутью сопоставляемых отношений. В самом деле, мы пришли собственно в конце к тому, что долженствующее служить для объяснений и суждений, формулируемое в известных правилах — само накладывание двух сокращений может быть понято (как и исследуемое явление), если его рассматривать как выражение преемственного отношения двух возбуждений.

Стало быть, одна задача приводится к другой общей задаче. Однако в интересах этой последней задачи и для выяснения всего хода законосообразно изменяющихся отношений между импульсами и возбуждениями при тетанусе было важно выполнить эту предварительную задачу.

---

95. Рассмотрев тетанус с точки зрения самых элементарных явлений, характеризующих зависимость возбуждения от интервала раздражения, обратимся теперь к вопросу об интимной стороне таких процессов.

Здесь прежде всего опять вопрос ставится о фазе невозбудимости и о состоянии *Ps.* как вероятном выражении такой фазы при тетанизации; прежде всего ставится этот вопрос потому, что явления обыкновенного тетануса, как явления обычные, кажутся на первый взгляд менее возбуждающими вопросы, чем данное особое состояние мышцы, имеющее известный характер новизны.

Энгельманн в цитированной много раз статье высказывает такого рода мысль, что каждое место нерва и, еще в большей степени, мышцы требует, по прохождении через него волны возбуждения, известной паузы, прежде чем через то же место нерва или мышцы может пройти новая волна возбуждения. Но эта мысль в сущности есть только констатирование факта и не прибавляет в теоретическом отношении ничего против того, что можно видеть из факта Гельмгольца.

Грюнхаген[1] по поводу своих аналогичных опытов с действием частых раздражений говорит: «Все те случаи, в которых нам удалось при прерывистом раздражении получить так называемое начальное сокращение, доказывают, что прерывистые возбуждения могут вызывать в нерве постоянные состояния». То же он не отрицает, впрочем, и для мышцы. Он видит в этом выражение молекулярной инертности животных частей; «такая инертность не допускает, чтобы то состояние,

[1] Gruenhagen, op. cit., S. 167.

которое сообщил прошедший электрический ток нерву или мышце, с возникновением или исчезанием которого существенно связан процесс возбуждения, исчезало одновременно с вызывающей его причиной» (S. 167). Вследствие этого, в раздражаемом животном аппарате возникает стойкое изменение, как будто бы тут проходил постоянный ток. Это представление Грюнхагена не может быть перенесено на наши явления уже потому, что в них дело идет о *непрямом* раздражении мышцы, где, следовательно, раздражаемый аппарат устранен от прямого воздействия раздражающего тока.

Несколько раньше этого Бернштейн[1] также высказал мысль, что при частом раздражении могут возникнуть электрические изменения в нерве или мышце постоянного характера. Но он представляет дело иначе.

В основу своих соображений он кладет представление об отдельном отрицательном колебании, с его определенным течением и продолжительностью. Становится частота раздражения настолько велика, что новый раздражающий толчок приходит с нерва в мышечный элемент раньше, чем завершилось отрицательное колебание от предыдущего толчка, должно происходить налегание друг на друга отрицательных колебаний. По мере увеличения частоты раздражения такое налегание должно все более сближать вершины отдельных отрицательных колебаний, и это должно, наконец, закончиться некоторым постоянным, неколеблющимся отклонением (вроде той картины, которая дается мышцей, когда ее отдельные сокращения сливаются в сплошной тетанус); *«отрицательное колебание данного элемента будет в этом случае пребывать в его максимуме»* (S. 123).

Так как далее, по Бернштейну, возбуждение мышечного волокна есть функция скорости, с которой изменяется высота волны раздражения в этом элементе, то при новом неизмененном состоянии данного мышечного элемента не должно

[1] Bernstein, Untersuch. über d. Erregungsvorgang, S 120 и сл.

быть никакого возбуждения. Поэтому он и предполагал, что если раздражения будут следовать быстро друг за другом, будет получаться, наконец, только начальное вздрагивание и никакого сплошного тетануса.

Это теоретическое представление было развито Бернштейном именно по поводу явления начального сокращения. Однако оно скоро стало в противоречие со множеством фактов, как, напр., с тем, что получились настоящие тетанусы и при громадной частоте раздражения. Да и по отношению к начальному сокращению оно не сохранило того значения, которое дано было ему сначала Бернштейном, так как весьма вероятно, особенно после опытов Криса, что причина для начального сокращения слагается в нерве; между тем, численные отношения для суждений были взяты Бернштейном из продолжительности отрицательного колебания в мышце, и притом из продолжительности, найденной им для максимальных раздражений. В явлениях же начального сокращения участвуют самые слабые раздражения, при которых одиночное колебание протекает, вероятно, гораздо медленнее.

Сначала мне казалось, что теоретическое представление Бернштейна может подходить именно для наших явлений, где действуют максимальные раздражения и производят состояние *Ps*. Надо было только сделать к нему прибавку, что по мере развития утомления отрицательные колебания становятся более растянутыми во времени, и тогда они ведут к налеганию в такой форме, как это соответствует предположению Бернштейна и как это должно выразиться состоянием *Ps.;* на свежей же мышце отрицательные колебания, протекая скорее, еще сопровождаются при той же частоте раздражения сократительными действиями мышцы.

Однако это представление, с одной стороны, неспособно объяснить всех констатированных нами фактов, как, напр., сильно пониженную раздражительность во второй фазе тетанизации *Ps*. (глава V); с другой стороны, оно само не находит для себя подтверждения в наших опытах. Подчеркну-

тыми словами цитаты дается основание предполагать (если это объяснение верно), что на гальванометре получится выражение для состояния *Ps.* в виде сильного, продолжающегося все время отрицательного колебания. На деле этого совсем не наблюдается.

Принципиально необходимо признать, однако, что всякое объяснение явлений возбуждения должно считаться непременно со свойствами волны возбуждения или тока действия, особенно в случае непрямого раздражения. Наиболее вероятным при современном состоянии знаний мне представляется следующее объяснение интимной стороны отношений между следующими друг за другом возбуждениями.

Для начала рассуждений мы берем следующий факт Криса и Сьюолла.[1] Кураризованная мышца раздражается по всей длине двумя submaxim'альными индукционными ударами *противоположного* направления, следующими друг за другом через известный интервал, увеличивающийся последовательно от нуля. Понятно, при интервале 0 и эффект получается нулевой. Но он остается таковым еще некоторое время и после того, как интервал постепенно возрастает от нуля. Это время изменчиво в зависимости от силы раздражения: чем сильнее последнее, тем при меньшем интервале получится сократительный эффект от двух последовательных раздражений. Когда уже интервал возрос настолько, что получается от них сокращение, последнее сначала является уменьшенным против того, какое дало бы каждое из раздражений в отдельности.

Толкование этого факта возможно в настоящее время с большой положительностью. При замыкании постоянного тока (то же и при индукционном ударе) возбуждение мышцы (как и нерва) выходит из катода; падающий непосредственно за тем на это место толчок от анода уничтожает это возбуждение. Эти полярные действия тока применялись уже в из-

[1] Kries u. Sewall, Archiv für. (Anat. u.) Physiologie, 1881, S. 72.

вестной степени названными авторами для объяснения факта; но они должны быть в особенности привлечены к делу объяснения теперь, когда такие чисто полярные действия раздражающего тока получили в последнее время со стороны Бидерманна[1] еще дальнейшие и очень существенные дополнения. Он доказал (что раньше его утверждалось Вундтом), что когда анод падает на возбужденную мышцу (сердце садовой улитки, задняя замыкательная мышца моллюска беззубки), то из анода преемственно распространяется волна торможения наподобие того, как из катода выходит волна возбуждения.

Переходя от этого факта и толкования к нашему случаю *непрямого* раздражения мышцы, следует допустить, что две волны возбуждения, вступающие в мышцу друг за другом через известный малый интервал, оказывают друг на друга полярные действия, аналогичные с указанным действием друг на друга двух индукционных ударов в опытах Криса и Сьюолла на кураризованной мышце.

Подойти к этому можно разными путями. Можно, напр., восходящую часть волны сравнивать с замыканием постоянного тока, нисходящую — с размыканием, и тогда полярные действия той и другой ее половины были бы обратные, а это удовлетворяло бы уже требованиям нашего объяснения. Но кажется, мы короче придем к тому же, положив в основу рассуждений другой пункт, причем ответственность за этот последний берет другое авторитетное лицо, которое само настолько уверено в нем, что выражается по этому поводу так: «только-что высказанное соображение не содержит еще ничего гипотетического. . .». Мы тем охотнее берем для начала рассуждений готовый пункт, без обязанности его аргументировать, что в дальнейшем нам придется весьма многое взять на свою личную ответственность.

---

[1] Biedermann, Sitzungsber. d. Wien. Akad., 1884, LXXXIX, 3-te Abt., S. 19; 1885, XCI, 3-te Abt., S. 29.

Именно: рассматривая передвижение тока действия вдоль мышечного или нервного волокна, Германн[1] приходит к заключению по отношению к его гальваническим эффектам, что такой ток должен поляризовать покоящиеся точки (нерва, мышцы) в сфере его действия отрицательно, а возбужденные — положительно. «Внезапное возникновение отрицательной поляризации в ближайшем соседстве с первично возбужденным местом должно его возбуждать, а положительная поляризация самого возбужденного места могла бы приводить его опять в покой» (Bd. I, S. 256).

96. Рассмотрим отсюда сначала одну сторону дела, именно ведущую к нулевым или *отрицательным* эффектам.

Если мы вместе с Германном будем представлять себе возбужденное место как находящееся в анэлектротоне (in Anelectrotonus versetzt), то невозбудимость его к новым импульсам в течение известного времени является непременным следствием. Таким образом, известной фазе невозбудимости мы даем неоспоримое толкование, если верно цитированное воззрение; а это последнее Германн считает лишь выражением «простых фактических отношений» (op. cit., II, I, S. 194).

При submaxim'альных раздражениях такой фазы не наблюдается, но есть, повидимому, ее некоторый эквивалент. Когда Крис и Сьюолл в тех же опытах на кураризованной мышце посылали через интервал, возрастающий от нуля, вслед за первым раздражением второе submaxim'альное раздражение *того же* направления, то сначала они наблюдали эффекты, соответствующие физическому складыванию двух слабых токов, т. е. высокие сокращения; но потом эффекты начинают быстро падать, и когда интервал возрастал до $^{1}/_{200}$ сек. (как видно у них на фиг. 1, кривая *SG*), то общий эффект от двух раздражений получался не выше, а напротив, *ниже* того, что дало бы одно второе раздражение, когда оно бралось посильнее первого; это продолжалось некоторое время, и только

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie. I, 1, S. 255; II, 1, S. 193.

потом уже начинали получаться известные явления накладывания сокращений. Такое понижение действия второго раздражения через предпослание первого авторы отмечают как замечательное явление и оставляют его совершенно без объяснения. Что наше толкование верно,— что это явление некоторый эквивалент фазы невозбудимости Гельмгольца,— в пользу этого мы находим сейчас же доказательство у самих авторов: если первое раздражение недеятельно (unwirksam), то первые эффекты — физическое суммирование токов — наблюдаются, но не получается затем данного явления. Это и понятно. Оно может получиться только в том случае, если первое раздражение уже действительно, если оно производит волну возбуждения и вместе с последней анэлектротоническую поляризацию в той точке, на которую падает затем и второе (деятельное) раздражение.

Для уяснения общих соотношений указанное явление крайне интересно.[1]

Но нас в настоящую минуту более занимают явления при максимальных раздражениях, когда получается некоторая фаза *полной* невозбудимости. Как последняя растет в продолжительности в зависимости от утомления? На это можно ответить только, что она должна расти. По исследованиям Криса,[2] отрицательное колебание при известных условиях становится гораздо более растянутым во времени, чем это дано Бернштейном; следовательно, и вызванное им анэлектротоническое изменение должно быть тогда гораздо более продолжительным. Не имея пока прямого выражения для него самого, мы можем судить о нем лишь по производимым им

---

[1] Оно к тому же дает указание на то, что рокот при слабых тетанических раздражениях можно представлять себе не как выражение суммирования (самое ближайшее и легкое, повидимому, объяснение, стр. [*374*]), а как результат, напротив, выпадения действия некоторых импульсов (второе предположенное объяснение, стр. [*418*]).

[2] v. Kries, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1884, S. 337—371.

эффектам (невозбудимости). При этом условии следующие сейчас по порядку явления служат лишь выражением последовательно удлиняющегося влияния этого момента:

a) мышечный тон, на октаву ниже тона раздражения при прерывателе 250 колебаний стр. [*365*];

b) мышечный шум затем на той же мышце (стр. [*365, 419*]);

c) р о к о т на еще более утомленной мышце и при максимальной силе раздражения (стр. [*418*]);

d) грубо зубчатый, более или менее правильно или неправильно колеблющийся в высоте тетанус в позднейших стадиях тетанизации, когда такая зубчатость не стоит уже ни в каком ближайшем числовом отношении к числу колебаний раздражающего тока (§ 26, стр. [*419*]);[1]

e) фибриллярные сокращения как дальнейшее выражение того же явления на еще более утомленной мышце (§ 26, стр. [*419*]).

Таким образом, этот ряд явлений располагается для нас не только в определенном отношении к утомлению и к фазе невозбудимости, что было сделано выше (§ 93), но также в некотором определенном отношении к одной общей для них причине.

Однако можно ли продолжением такого ряда считать состояние *Ps.*, по поводу которого прежде всего нами и возбужден вопрос о причинах фазы невозбудимости? Повидимому, можно. Состояние *Ps.* тогда представляется результатом такого же соотношения двух последующих волн возбуждения, как при последних членах перечисленного ряда, но это соотношение не выражается уже никакими внешними эффектами возбуждения, переходит, так сказать, в область совершенно

---

[1] Рише (Comptes rendus, LXXXIX, p. 242) наблюдал, что рубчатые мышцы рака на высоте тетанической кривой производили периодические колебания, которые представляли периоды более редкие, чем действующее раздражение. Он их рассматривает как следствие временной мышечной усталости и оправления от нее, происходящих во время самого тетанического сокращения.

скрытых соотношений, выражающихся лишь утомлением через скрытое раздражение в чистой его форме (стр. [*289*]).

При таком представлении и понятно, что состояние *Ps.* не может быть эквивалентно отдыху, как и есть в действительности (стр. [*284*]); во время его в мышце должны совершаться некоторые молекулярные процессы, некоторая скрытая работа. Но возможно, что в произведение этого состояния замешан еще один момент, рассмотренный ниже и представляющий, точнее говоря, некоторую модификацию того же самого момента.

97. Сейчас мы трактовали одну сторону полярных действий предыдущей волны возбуждения на последующую, выражающуюся отрицательным эффектами и абутирующую к состоянию *Ps.* Теперь предстоит разобрать другую *положительную,* наиболее типичную для тетанического раздражения и выражающуюся для нас в кульминационных пунктах тетанусом *Op.*

Придя выше к необходимости смотреть на тетанус как на ряд в действительности никогда не сливающихся совершенно одиночных сокращений, мы должны поставить себе здесь задачу объяснить его: А) со стороны высоты, как высоту одиночных составляющих его сокращений, насколько бы он ни превосходил в этом отношении изолированное максимальное сокращение, и В) со стороны периода, как выражение продолжительности таковых составляющих одиночных сокращений, насколько это не казалось бы несовместимым с продолжительностью опять изолированного максимального сокращения.

Легко видеть всю трудность задачи. Но в то же время можно заметить, что только с разрешением ее станет действительно вполне объяснено, что такое тетанус, будет получена одна общая точка зрения решительно для всех его проявлений. Поэтому стоит сделать хотя несовершенную попытку в этом направлении, насколько даются в руки необходимые элементы при современном фактическом материале.

Ввиду задачи А) поставим прежде всего вопрос: может ли максимальное одиночное сокращение служить выражением предела способности мышцы к деятельности под влиянием одного импульса? Мы не решились бы ответить на этот вопрос сейчас же утвердительно. Вот факт против: максимальные одиночные раздражения, при повторении через 1—2—3 сек., начинают последовательно давать сокращения выше и выше, что засвидетельствовано не один раз и не одним автором (стр. [*258, 272*]). Вот теоретическое представление против такого утверждения: прикладывается ли индукционный удар к нерву, прикладывается ли он прямо к мышце, необходимо считаться с действиями одновременно как катода, так и анода. Пусть возбуждает один катод; но безразлично ли отношение анода к величине вызываемого здесь возбуждения? Едва ли и на этот вопрос решится кто ответить утвердительно. Скорее — нет. Все известные факты говорят так. Ведь анод другого тока, падающий на катод первого через очень малый интервал, понижает эффекты (Крис и Сьюолл). Наконец, общеизвестно, что анод другого тока, приложенного экстраполярно, понижает эффекты возбуждения, выходящие из катода первого тока. Почему же не предположить подобных соотношений между действиями полюсов одного данного тока, внутри интраполярного пространства? Мне кажется, анализ этих соотношений непременно должен привести к такому допущению. И в самом деле, чтобы не входить в более подробные рассуждения, хотя бы в обсуждение тех же результатов Криса и Сьюолла, достаточно указать на то, что прежде Вундт, а теперь Бидерманн доказывают, что из анода выходит волна торможения. Становясь на почву последних данных, неизбежно придется прийти к представлению, что величина возбуждения, исходящего из катода, должна быть ограничена в известные пределы влиянием, доходящим сюда из анода. И может быть, это было бы самое простое объяснение, почему данный освобождающий импульс приводит в действие

не все потенциальные силы мышцы или нерва, а только определенную часть их.[1]

Итак можно предположить, в свойствах самого индукционного тока как раздражителя лежит то, что под влиянием одного импульса не может получиться одиночное сокращение выше известного максимального; но последнее вовсе не должно служить выражением *наибольшей* величины возбуждения под действием *всякого* одиночного импульса.[2]

Имея это в виду, поставим прямо вопрос: в каких самых выгодных условиях могли бы стоять друг к другу две смежные волны возбуждения? И затем дальше позволительно поставить вопрос: не даны ли в лучших условиях тетанизации такие выгодные комбинации взаимного соотношения последовательных волн возбуждения, что каждый единичный импульс вызывает эффект, далеко превосходящий высоту изолированного максимального сокращения?

Теоретически легко допустить такое благоприятное соотношение, настолько же легко, как в некоторых других условиях выше было признано крайне невыгодное соотношение, выражающееся в фазе невозбудимости.

Это последнее было сведено к тому, что вместе с Германном мы рассматривали возбужденное место поляризованным положительно. Но для сейчас названного влияния есть антитеза: точки, ближайшие к первично возбужденному месту, надо рассматривать поляризованными отрицательно, приведенными в катэлектротон. Это, повидимому, одинаково относится как к точкам, лежащим впереди места возбуждения (по направлению распространения его), так и к точкам, остаю-

---

[1] К этому ограничению величины возбуждения на катоде можно прийти еще и другим путем: ток действия, возникающий на катоде, производя по вышеизложенному положительную поляризацию, сам пресекает на известной высоте развитие дальнейшего возбуждения.

[2] Было бы крайне интересно придумать удачную постановку опыта для доказательства этого.

щимся позади: так по крайней мере представляется дело при рассматривании схемы таких токов между возбужденным и покоящимся участками волокна. Но к признанию повышенной раздражительности *позади* — что нас собственно и интересует теперь — волны возбуждения мы можем прийти и по другим соображениям: если возбужденное место является приведенным в анэлектротон, то позади этого места должны быть точки, пережившие это состояние и находящиеся в фазе *исчезающего* анэлектротона. А значение последнего момента по отношению к возбудимости эквивалентно *возникающему* катэлектротону. Следовательно, раз признано известное место волокна находящимся в анэлектротоне от тока действия, то же самое место через некоторое время будет находиться в фазе его исчезания и связанной с этим повышенной раздражительности.

Если последующая волна возбуждения будет итти *вдоль всего* мышечного волокна именно через такой интервал, что она *все время* будет падать на указанную сейчас фазу, какие должны получиться колоссальные эффекты! Очевидно, одно раздражение само по себе, как бы оно ни было сильно, не может произвести таких эффектов. И у нас есть приблизительная картина для величины последних и для характеристики таких соотношений. В самом деле, что было обозначено выше предварительно именем тетанизированного одиночного сокращения (дополнение к главе V), относится, повидимому, именно к области явлений этого рода. На такой смысл тех фактов мы намекали уже там (стр. [*266*]). Только там были явления сложнее, чем трактуемый теперь случай, так как волна возбуждения должна была там действовать на *ряд* тетанизирующих слабых токов. Но в чем нас должны были убедить те явления и что важно теперь, это — именно то обстоятельство, что в таких условиях получаются *эффекты, далеко превосходящие сумму слагаемых,* взятых в отдельности. Не могло быть и речи о том, чтобы эффект был объясняем как результат сложения, с одной стороны, ничтожного тетануса, с другой сто-

роны, одиночного сокращения. Достаточно еще раз взглянуть, напр., на кривую 33. Те примеры должны убедить нас в данном случае, что возбуждения, родящиеся под некоторым влиянием другой волны возбуждения, могут достигать *неожиданно большой высоты.* Поэтому-то сопоставляемые здесь явления заслуживают глубокого интереса и внимательной дальнейшей разработки.

Стало быть, и теоретически и ввиду некоторых косвенных фактов, мы приходим к признанию того, что во время тетануса могут слагаться такие благоприятные условия, причем составляющие прерывистое раздражение отдельные импульсы в состоянии производить эффекты, далеко оставляющие за собой изолированное простое мышечное сокращение. Взглянем на дело с этой стороны, и тогда многие факты получают определенное освещение, приводятся к одной общей закономерности.

98. Начнем рассмотрение с самых крайних фактов, характеризующих самые слабые *положительные* последействия от предшествующего возбуждения и потому стоящих на противоположном конце от фазы невозбудимости, выражающей самые первые *отрицательные* влияния. За такие самые слабые и последние отражения можно принять последовательное возрастание максимальных сокращений свежей мышцы, повторяющихся ритмически через одну или даже несколько секунд. Как говорилось выше [стр. *258*], факт этот засвидетельствован уже раньше нас многими исследователями. Для объяснения его мы приходили там к необходимости признать влияние *остаточного возбуждения* на новую волну и приписывали ему происхождение, аналогичное с «тетанизированным одиночным сокращением». Теперь можно этому факту дать более определенное объяснение: он есть именно самое слабое выражение положительных (в смысле возбудимости) влияний от предшествующего тока действия на последующий. Вследствие того, что каждое последующее возбуждение выигрывает нечто от последействий предыдущего, оно само в состоянии произвести

больший эффект и, следовательно, оставить еще более выгодное последействие для идущего ему вслед возбуждения. Таким образом, одиночные сокращения все нарастают, и на упомянутой кривой у Марея (стр. [*334*] здесь) 87-е сокращение получается в 1.5 раза выше, чем 1-е. Так должно все продолжаться дело, пока не наступит ясно выраженное истощение мышцы или же, предположить иначе, пока вместе с возрастающим утомлением не станет давать себя чувствовать в известной степени обратный момент — отрицательное последействие от предшествующего тока действия.

Как трактуемое теперь положительное последействие будет изменять свою величину, если интервал раздражения будет прилагаться в каждом ряду все меньше и меньше? Конечно, уменьшение интервала в известных пределах должно все более и более выгодно отражаться на быстроте и величине последовательного нарастания сокращений в ряду данного интервала. Идя путем этих рассуждений, мы незаметно и строго логически дойдем до представления того, как должны нарастать последовательные сокращения в ряду, когда интервал раздражения становится настолько мал, что раздражение начинает становиться ясно тетаническим. В последнем случае составляющие тетанус простые сокращения будут также нарастать в ряду все быстрей с увеличением частоты раздражения в известных пределах. И вот открывается *смысл известной зависимости быстроты поднятия тетануса от частоты раздражения:* медленное поднятие при редком, все более быстрое при усилении частоты раздражения. Едва ли можно отрицать, что это теоретическое представление вполне гармонирует с фактами.

Но теперь возникает новый вопрос: где и чем может быть положен предел выгодных влияний от уменьшения интервала на высоту каждого последующего простого сокращения в ряду?

Так как в настоящее время нет еще твердых числовых данных (см. ниже) для суждений, когда одни полярные вли-

яния тока действия переходят в другие (отрицательные изменения раздражительности в положительные), то судить об этом можно только предположительно по эффектам. Поэтому предыдущий вопрос необходимо перевести сначала на другой: через какой интервал должно следовать второе сокращение после первого, чтобы оно могло достигнуть наибольшей высоты, указав тем самым, что его волна возбуждения встречает самые выгодные полярные последействия от предшествующей волны?

На такой вопрос дается согласный ответ как со стороны Гельмгольца, так и позднейших исследователей, имевших дело с последовательностью двух раздражений: это получается тогда, когда второе возбуждение следует за первым через интервал, как раз достаточный для того, чтобы первое возбуждение довело мышцу до максимума своего укорочения, т. е. приблизительно через $^1/_{20}$ сек.

Но мы придем к сильно уклоняющемуся от этого результату, если будем исходить из данных, представляемых тетаническим раздражением. Известно давно, что если брать прерывистое раздражение с интервалом меньшим $^1/_{20}$ сек., то тетанус достигает большой высоты и даже скорее, чем при этом интервале. Выше (§§ 71—75) мы анализировали это точнее и нашли, что так уменьшать интервал с выгодой можно только в известных пределах: *Ор.* частоты раздражения лежит для свежей мышцы около 100 раздражений; при значительном дальнейшем повышении частоты раздражения тетанус не достигает уже максимальной высоты. Значит, последовательность между импульсами приблизительно через $^1/_{100}$ сек. представляется с точки зрения этого факта наиболее выгодной: тогда последующая волна возбуждения становится в наиболее благоприятное отношение к предыдущей, — ряд сокращений такого интервала всего скорее нарастает до наивозможной высоты в нашем смысле.

Как согласить эти выводы, сильно расходящиеся, смотря по исходным фактам?

Нам кажется, согласить крайне легко, не отрицая верности факта Гельмгольца и факта нашего; примирение это дается в одном общем принципе, развиваемом здесь, и вместе с этим мы сейчас же придем к (*B*) — другой половине задачи, возникающей из представления о тетанусе как ряде неслившихся, по сути простых, сокращений ([стр. *435*]).

Едва ли будет много гипотетического, если сказать: чем выше одиночное возбуждение или (сокращение), тем скорее caeteris paribus оно протекает. Так следует формулировать факты, наблюдаемые при сличении эффектов от раздражений submaxim'альных и максимальных, на охлажденном и согретом препарате, на утомленной и свежей мышце. Притом это одинаково верно, повидимому, как для протекания кривой сокращения, так и для протекания тока действия, если принять во внимание данные Криса.[1]

Ввиду этого положения, чем выше тетанус или, другими словами, по предыдущему, чем выше составляющие его простые сокращения, тем скорее они должны протекать, тем более скорость их протекания будет превосходить таковую же изолированного максимального сокращения. Теперь мы приходим к этому требованию теоретически на основании новых соображений, раньше это требование нам ставилось самими фактами (стр. [*352*]). Как там устранялось противоречие с выводами из опытов Гельмгольца, так оно устраняется и теперь.

Рассматривая с этой точки зрения ряд, должно представить явления в следующем виде: когда за первым раздражением следует второе, то для второго возбуждения самый выгодный интервал раздражения будет $^1/_{20}$ сек., но так как это второе возбуждение получит большую амплитуду, то оно протечет скорее первого, и потому наибольшего эффекта достигнет третье возбуждение, если раздражение для него выйдет раньше $^1/_{20}$ сек.; то же еще в большей мере будет относиться к четвертому возбуждению и т. д. Возможно, что, развиваясь таким образом дальше, процесс этот доведет дело до

[1] v. Kries, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1884, S. 337 -371.

того, что на высоте тетануса простые сокращения создадут для последующих наиболее выгодный интервал, гораздо более короткий, чем $^1/_{20}$ сек.

Экспериментальным подтверждением нашего взгляда мы могли бы считать фиг. 2 у Сьюолла:[1] второе сокращение, отходя от вершины первого, достигает кульминационной точки раньше, чем сокращение, вызванное раздражением в тот же момент, но без предшествующего первого сокращения. Однако сам автор объясняет это тем, что пластинка передвинулась немного между двумя сокращениями. Конечно, мы оспаривать не можем, но желали бы новой проверки этого. Замечательно, что и дальше, на рис. 3, второе сокращение, отходя уже по окончании первого, но достигая большей высоты (по причине нам понятной), достигает также высшей точки раньше, чем сокращение от того же раздражения без предпослания ему первого (когда, следовательно, это сокращение выходит с меньшей амплитудой).

Поэтому экспериментальное подтверждение этого пункта следует поставить будущей задачей. Оно может заключаться в повторении опытов Сьюолла или в рассмотрении протекания одиночных сокращений во время тетануса, при данном постоянном интервале, сличением скорости развития первого, второго, третьего... из них. Последний прием мне дал уже некоторые намеки. Но они были получены попутно, без специальной задачи кривым с этой стороны.

В ожидании прямого экспериментального подтверждения, можно удовлетвориться тем, что изложенный сейчас взгляд объясняет просто и полно форму поднятия тетануса для разных случаев раздражения в зависимости от частоты и силы. Этим взглядом a priori требуется, что в интересах получения тетануса наибольшей высоты частота раздражения не должна заходить за известные границы. Это и подтверждается явлениями *высокой* частоты раздражения (стр. [*356*]). С другой

---

[1] Sewall, op. cit., pl. VI

стороны, факты подтверждают и другое требование этого взгляда, именно, что тетанус не будет достигать наивозможной для данной мышцы высоты, если частота раздражения будет низка и, следовательно, последующая волна возбуждения не будет утилизировать самых выгодных моментов последействий от предыдущей волны возбуждения. Действительно, замечательно, что *Ор.* частоты раздражения для свежей мышцы констатирован нами при частоте гораздо большей 20 раздражений в 1 сек., каковое число принималось прежде за самое выгодное. А принимать это было совершенно необходимо, пока существовало мнение, что и на высоте тетануса, как при наложении второго сокращения, самый выгодный интервал остается $^{1}/_{20}$ сек., что и тогда единичные акты возбуждения протекают также скоро, не скорее, чем около абсциссы. Притом, чтобы сохранить последовательность, по прежнему представлению, надо было допустить, что с частотой раздражения выше 20 импульсов уже начинают давать себя знать моменты, препятствующие тетанусу развиваться до максимума; факты же, известные тогда, этого вовсе не говорили, говорили скорее наоборот, указывая при частоте выше 20 не только не меньшие тетанусы, но и быстрее нарастающие в высоте.

Едва ли можно отрицать, что наше теоретическое представление способно всего проще объяснить зависимость поднятия тетанической кривой от частоты раздражения и в то же время примирить возникающие противоречия. Весьма важно в нем то, что оно связывает совершенно определенное значение с *optimum частоты раздражения:* это — частота раздражения, представляющая *самое выгодное среднее отношение интервала для данной мышцы, когда последующая волна возбуждения наиболее утилизирует положительные последействия от предшествующей волны.* В самом деле, раньше не рассуждения, а факты привели нас к необходимости признать *Ор.* частоты ограниченным довольно тесно (§§ 69, 74). Между тем, до сих пор частота раздражения, начиная от двух десятков

импульсов и вплоть до крайне высокой (как у Энгельманна, Грюнхагена и др.), признавалась довольно индиферентной по отношению к высоте тетануса (напр. у Бора, см. стр. [*354*]). Несомненные факты заставляют не соглашаться с этим. Как только на кривых 46, 47, 52 частота раздражения выходит из известных границ вверх или вниз, тетанус сейчас же начинает резко падать.

Что при этом дается нашим теоретическим представлением строго *определенный смысл поднятию тетанической кривой при данном постоянном интервале,* распространяться об этом было бы совершенно излишне после вышеизложенного. В настоящее время, однако, и в этом отношении господствует совсем другое воззрение. Оно представлено Германном на основании опытов Марея и Фика в известном руководстве по физиологии.[1] Дело рассматривается именно таким образом: во время тетанизации тотчас же начинает давать знать себя утомление; последнее выражается более растянутым ходом кривых отдельных сокращений; это обстоятельство благоприятствует накладыванию последних друг на друга, что и ведет к постепенному поднятию тетануса.

Правда, Майнот[2] приходил к необходимости признать в постепенном поднятии тетанической кривой выражение последовательного увеличения возбудимости, как и вообще в случаях возрастания высоты поднятия. Но это мнение не поддерживалось никакими вескими аргументами, как оно и устраняется Германном на основании слишком отдаленных доводов (указание в гальванических явлениях на утомление при самой короткой тетанизации, op. cit., S. 42), подлежащих в свою очередь критике.

Наше объяснение постепенного поднятия тетанической кривой сводится, как видно, тоже к последовательному возрастанию возбудимости, но происхождение последней понимается

---

[1] Hermann. Handbuch der Physiologie, I, 1, S. 41.

[2] Minot, Journ. of anat. a. Physiology, 1878, i. XII, p. 297—339.

совершенно особенным образом: каждая последующая волна возбуждения при таком тетанусе утилизирует выгодные полярные последействия предыдущей волны возбуждения и сама в свою очередь создает таким же образом еще более выгодные последействия для волны, ей преемствующей.

Что здесь дело идет действительно о последовательном усилении возбуждений (а не об утомлении, следовательно), мы можем подкрепить это доводом, который должен быть признан прямым. Именно: отводя к телефону во время такого тетануса мышцу, я мог, при небольшой частоте раздражения, ясно заметить постепенное усиление издаваемого мышцею тона.[1] Это явление указывает в самом деле прямо на то, что *во время поднятия тетануса токи действия получают все большую амплитуду.*[2]

Это — факт высокой важности для нас в настоящий момент. Но можно привести еще другой отрицательный довод за то же самое, именно за то, что поднятие тетануса есть выражение нарастания отдельных возбуждений в мышце, а не усиления выгодных механических моментов накладывания сокращений. Если, по Фику,[3] задержать в начале тетануса мышцу от возможности сокращаться и потом сразу отпустить, то сокращение тогда крайне быстро нарастает до максимума. Аналогичное с этим наблюдалось, как упомянуто выше, в опытах Сьюолла при употреблении в дело двух раздражений. Для таких случаев принято обыкновенно говорить о нако-

[1] Wedenskii, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1883. S. 319.

[2] Во время печатания получено мною еще новое и существенное доказательство в пользу этого положения, столь важного для теории тетануса. Накладывая нерв вторичного препарата на мышцу первого, можно ощупью поставить его на такую степень чувствительности, что он не отвечает вторично на *максимальные* одиночные сокращения, а между тем, дает некоторый вторичный тетанус уже при *умеренном* тетанусе первого препарата. Когда найдена такая степень чувствительности второго препарата, явление выходит очень демонстративно. Подробная разработка связанных с этим вопросов производится.

[3] Fick. Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel, 1867. S. 56.

плении эластического напряжения. Но гораздо проще, по нашему мнению, рассматривать так, как это здесь представлено. Опыты Фика представляют в наших глазах большой интерес для повторения их со всевозможным устранением влияния «забрасывания» от внезапно укорачивающейся мышцы. Во всяком случае и опытов второго исследователя совершенно достаточно, чтобы не видеть в эффектах от двух раздражений простого складывания механических действий двух сокращений.

99. Итак, со стороны высоты тетануса нам кажется возможным трактовать его составленным в *действительности* из отдельных простых сокращений.

Как становится такой взгляд на тетанус по отношению к числу производимых за время его мышцей простых сокращений? С одной стороны, известно, что продолжительность одного максимального сокращения — величина довольно определенная, а с другой стороны, также хорошо известно, что тетанусы могут получаться при крайне разнообразной частоте раздражения.

Но нам уже известно, что частота раздражения (непрямого, по крайней мере) не есть частота возбуждения мышцы. Последняя не выходит за известные пределы, именно для лягушечьей мышцы может быть доведена немного выше 100 вибраций в 1 сек. и притом на самое короткое время, а затем та же мышца производит еще меньшее число вибраций трансформированного периода.

Следовательно, в отношении лягушки можно сказать, что мышца во время тетануса производит самое большее около 100 отдельных сокращений. До 75 сокращений мы наблюдали даже миографически (§ 76). Как же примирить это число с продолжительностью одиночного максимального сокращения, которая вообще не меньше $^1/_{10}$ сек.?

Выше уже делались намеки в этом отношении: можно принять, что, чем интенсивнее возбуждение, чем выше сокращение, тем скорее оно протекает во времени. Поэтому, может быть, на высоте тетануса восходящая часть кривой отдельного

мышечного сокращения не требует непременно $^1/_{20}$ сек. И факты говорят, повидимому, за это. Если на кривой 53 мышца делает 72 сотрясения в 1 сек., то, очевидно, на восходящую часть приходится только около $^1/_{150}$ сек. Если сопоставить цифры для восходящей части, с одной стороны, $^1/_{20}$, с другой,— $^1/_{150}$ или даже $^1/_{200}$ (при 100 вибрациях в 1 сек.), то разницы получатся очень большие. Следовало бы сказать, что простое мышечное сокращение во время тетануса может протекать в 10 раз скорее, чем одиночное максимальное сокращение. Можно ли это объяснить в зависимости от разности амплитуд того и другого сокращения? Теоретически решить такой вопрос, конечно, нельзя: требуются разнообразные специальные опыты в этом направлении, особенно же желательны опыты на манер Фика: задерживать мышцу электромагнитом, давать ей потом сразу свободу сокращаться и определять, с какою скоростью в разных фазах тетанизации она достигает максимума укорочения. В ожидании таких опытов можно только думать, что, несмотря на большую амплитуду мышечных сокращений во время тетануса, едва ли они были бы способны протекать в силу этого только обстоятельства в 10 раз быстрее, если бы дело шло действительно о поднятии их от абсциссы[1] и о возвращении к ней. На деле же этого нет, и не требуется это; поэтому открывается возможность к предположению, что данное явление (быстрое протекание сокращений) берет начало не только в большей ампли-

[1] К такой осторожности побуждает, в частности, и следующее обстоятельство: хотя множество фактов говорит за то, что, чем выше сокращение, тем скорее оно протекает, однако в литературе есть данные и против этого; по Брюкке (Sitzungsber. d. Wien. Akad., 1877, 3-te Abt., LXXV), продолжительность одиночного сокращения почти не зависит от его высоты. Раз существуют хоть и отдельные утверждения такого рода, становится рискованно принимать *слишком* быстрое возрастание скорости протекания сокращения в зависимости от увеличения его высоты; однако самый факт возрастания едва ли может подлежать сомнению (ср. между прочим; Fick Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit. Leipzig, 1882, S. 109).

туде возбуждений, но также и в том обстоятельстве, что такие интенсивные возбуждения падают на мышцу, сильно укороченную, выведенную далеко из своего положения равновесия в покое; а потому, предположим, если на такую мышцу падает новый стимул, заставляющий ее уклониться еще более от этого положения равновесия, то максимум уклонения, обусловленный этим новым стимулом, будет достигнут скорее, ему ранее будет положен предел противодействием каких-то сил, вроде, напр., эластических. Упомянуть об этом последнем моменте мы должны были уже ранее по поводу некоторых явлений (стр. [*351—352*]); да он и вообще, повидимому, допускается для аналогичных объяснений. В самом деле, нельзя полагать, что мышца в покое и укороченная обладает одними и теми же эластическими свойствами; и всякий несторонник известного взгляда Вебера должен признать мышцу сокращенную выведенной из своей естественной формы равновесия. Входить в детальные теоретические рассуждения по этому поводу было бы для нас в настоящий момент очень трудно; но сказанного достаточно, чтобы передать нашу мысль: рассуждая о смене и продолжительности единичных актов сокращений в тетанусе, мы приходим к необходимости рассматривать то и другое не только в зависимости от большей амплитуды лежащих в их основе возбуждений, но также и от степени уже данного укорочения мышцы в тот момент, когда такие возбуждения начинают действовать. Разъяснение подробное этих отношений — дело будущего. Для настоящего же времени, кажется, нет ничего невероятного, что мышца *на высоте тетануса* и под влиянием возбуждений *большей амплитуды,* чем при одном максимальном раздражении, может совершать большее число единичных актов укорочения, чем это определяется вперед числами, выведенными из известных опытов Гельмгольца и позднейших исследователей.

Когда заведена речь о смене этих одиночных актов возбуждения, составляющих тетанус, можно поставить вопрос: не влияет ли последующая волна возбуждения сама в свою

очередь на протекание предыдущей волны? Выше нами рассматривалось именно лишь влияние предшествующей на последующую; но возможно также и обратное влияние. К требованию последнего мы были приведены уже ранее (стр. [*422*]). обсуждением явлений накладывания второго сокращения в восходящей части первого. Обсуждать теперь этот пункт еще раз с точки зрения полярных влияний двух волн возбуждения было бы долго, и это завело бы нас далеко в теоретические соображения; в то же время мы и не видим в перспективе прибавить здесь ничего существенно нового к теории тетануса. Поэтому ограничиваемся одной постановкой вопроса.

Для таких рассуждений желательно еще более близкое и детальное изучение токов действия. Не можем не сделать по этому поводу одного замечания. Продолжительность и характер протекания токов действия изучаются обыкновенно при употреблении в дело тетанического раздражения: повторные раздражения от дифференциального реотома ведь в сущности именно раздражение тетаническое. Но получились ли бы для выражения одного отрицательного колебания несколько иные числа, если бы оно действительно наблюдалось одно, само по себе, а не по методу повторных, суммарных действий? К этому вопросу мы приведены тем, что простые мышечные сокращения в одиночку и в случае тетануса протекают во времени неодинаково. Мы, конечно, далеки от мысли параллелизовать по продолжительности акты возбуждения, как они выражаются, с одной стороны, в токе действия, с другой стороны, в укорочении мышцы. Защищаемый нами выше параллелизм при тетанусе электрических процессов и сократительных действий мышцы относится, конечно, только к *числу* их в секунду, к периоду тетанического возбуждения, а не к конгруентности протекания во времени. Последнего допустить, понятно, нельзя. Но при всем том можно предположить, что токи действия, даже и при частоте раздражения дифференциального реотома, протекают уже несколько иначе, скорее, чем

если бы они брались действительно изолированными. Какие компликации возможны при обычной постановке таких определений, судить об этом — дело специалистов по этим вопросам. Но что тут дело не просто, видно из следующего факта: продолжительность одного отрицательного колебания нервного тока определялась двумя исследователями; Бернштейн дал $^1/_{1600}$ сек., Германн — $^1/_{190}$ сек.;[1] разница громадная. С другой стороны, не мешает обратить внимание на то, что Крис[2] находил отрицательное колебание на мышце иногда в 6 раз длиннее, чем оно определено Бернштейном; причины этого могут лежать не только в характере раздражающего толчка, как он принимает, но также и в том, что он определял при посредстве капилляр-электрометра продолжительность действительно одного отрицательного колебания (при одиночном раздражении).

Интересно было бы в этом направлении поставить новые, более детальные опыты. Пока же мы считаем себя вправе изложить предыдущие рассуждения о взаимном отношении волн возбуждения при тетанусе, не приводя при этом никаких соображений из продолжительности тока действия. Такие соображения ничуть не представляли бы для нас затруднений или противоречий; но они были бы гораздо менее определенными, чем они теперь, когда мы предпочли изложить соображения о соотношении волн, с одной стороны, ввиду сравнительно много лучше изученных сократительных действий мышцы; с другой стороны, ввиду прямых данных телефонического наблюдения относительно периодической смены токов действия в тетанусе. Притом если бы мы не предпочли так сделать, нам пришлось бы говорить собственно не о продолжительности токов действия, а о продолжительности их полярных влияний, что не одно и то же и что пока не имеет еще определенных числовых выражений.

---

[1] B e r n s t e i n, Untersuch., op. cit., S. 25.— H e r m a n n, Archiv f. d. ges. Physiologie, XXIV, S. 254.

[2] K r i e s, Archiv für (Anat. u.) Physiologie, 1884, S. 367.

100. Рассматривая действие смежных волн возбуждения друг на друга, можно объяснить таким образом все существенные явления тетануса, стоящие в зависимости от интервала раздражения. Но вот что представляет такому объяснению, повидимому, непреодолимые трудности: последействие от тетанического раздражения с данным интервалом (§ 91). Почему смена раздражения одной частоты на раздражение другой частоты выражается продолжительными последействиями в смысле предшествовавшего раздражения? Почему раздражение большой частоты, действовавшее уже как раздражение *Ps.,* после перемежения его на редкое не сразу становится опять *вполне* раздражением *Ps.*? Почему, с другой стороны, когда оно прекращено или заменено на раздражение редкое, оно не тотчас возвращает мышце *всю* раздражительность? Почему оно вдобавок к этому имеет разные последействия, смотря по тому, сопровождается ли оно сократительными эффектами или нет?

Ответить на эти вопросы с такою определенностью, как это делалось выше по отношению к ближайшим, непосредственным эффектам данного раздражения, нам кажется крайне трудным. Мы выскажем здесь одно предположение, которое хотя очень полно гармонирует с фактами, но само в себе заключает много проблематичного.

Предположение это заключается в следующем: не находятся ли последействия в причинной зависимости от суммированного влияния декрементных токов? Когда частое раздражение вызывает еще сокращение мышцы, но тетанус уже сильно падает, за это время волны возбуждения пробегают по длине мышечного волокна — надо принять — с сильным декрементом.

Из этого обстоятельства должны возникнуть новые полярные влияния вроде тех, что приняты выше, но другого происхождения. Эффекты от таких декрементных токов должны все слагаться, очевидно, в одном определенном направлении,

как будто бы был приложен некоторый все усиливающийся атерминальный ток.

В общем ясно, что такой суммарный ток должен находиться в прямой зависимости: a) от величины декремента по длине мышечного волокна; b) от частоты следующих друг за другом волн, чтобы эффекты их декрементов могли успешно слагаться, и c) от продолжительности действия тетанического раздражения, чтобы получилось возможно бо́льшее суммарное действие. При этих условиях должны действительно получиться влияния, которые переживут известное время прекращение тетанизации и исчезнут лишь постепенно.

Каковы могли бы быть эти влияния? По аналогии с предыдущим (§ 95), по сличению с одним током действия, следует представить мышечные волокна в участках около нервного экватора поляризованными положительно в сравнении с точками на другом конце тех же волокон. Таковы должны быть первые ближайшие влияния. Им, может быть, и следует приписать быстро развивающееся первичное падение тетануса, которому соответствуют какие-то изменения в мышце, продолжающиеся и по прекращении раздражения и дающие знать себя пониженной раздражительностью (§§ 42—43). Как только тетанус упал по указанной причине, должна исчезнуть и самая причина (декрементный ток); но, прежде чем она исчезнет, она должна дать еще знать себя обратными влияниями — повышенной раздражительностью. Эти обратные влияния опять же требуются по сличению с таковыми от одного тока действия (§ 97). Здесь можно искать объяснения для вторичного поднятия и усиливающейся раздражительности мышцы за это время (§§ 42—43). Как только разовьется вторичное поднятие, вместе с ним возникает причина для новых декрементных токов, что должно повести ко вторичному падению. Почему это последнее развивается всегда медленнее, чем первичное падение? Причину для этого легко указать с развиваемой точки зрения: она должна скрываться в условии a), т. е. величина декремента теперь, на более

истощенной мышце, при меньшей высоте отдельных волн возбуждения (как и тетануса) не может быть так велика, как раньше; ведь теперь волна возбуждения и у нервного экватора должна иметь уже малую величину, а следовательно, и степень ее убыли по длине не может представить прежнюю значительную разность.

Как видно, открываются перспективы для объяснения самых детальных проявлений последействия. Последние при всей их пестроте и странности (глава V) получают в наших глазах совершенно определенный смысл. Но в то же время само объяснение в высшей степени еще гипотетично. Поэтому входить теперь в его дальнейший анализ было бы совершенно преждевременно. Необходимо прежде изучить подробно гальванометрические явления в разных фазах тетанизации, как выше изучалась изменяющаяся раздражительность мышцы (глава V). Преждевременно вдаваться также и в рассуждение, в каком отношении к этому объяснению может стоять «innere Nachwirkung» [1] отрицательного колебания мышечного тока, лучше ли это объяснение, чем какое-либо другое, и пр.

Таким образом, не закрывая глаз на всю гипотетичность объяснения для последействий, не отрицая возможности какого-либо другого, мы считали себя обязанными изложить и его, изложить ввиду того, что оно казалось нам сильно гармонирующим с объясняемыми эффектами и что оно вносит некоторое единство и освещение в ту пеструю и неожиданную картину явлений, которая была нами предоставлена в главе V и которую мы заключили словами: «оценка и систематизация результатов может быть сделана лишь позднее».

101. Вместе с этим мы высказались также яснее и о том, какое понятие соединяется здесь с выражением: *утомление через скрытое раздражение или через недостаточный интервал.* Смеем думать, что из существующих воззрений на утомление дается более полное освещение и более определенное

[1] Du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, Leipzig, 1877, S. 536.

место известным крайне разнообразным явлениям именно лишь представленным здесь толкованием. Вытекает с очевидностью, что необходимо отличать утомление через сокращение (внутренняя и внешняя работа мышцы) от другого утомления, связанного с недостаточным интервалом. С нашей стороны была сделана попытка указать ближе и причину этого последнего утомления. Если причину первого утомления полагать в идущем последовательно расходовании запаса потенциальных сил вырезанной и сокращенной мышцы, следовательно, в химических превращениях, то причину этого второго утомления, базирующегося, по предположению, на обратном влиянии токов действия на последующие возбуждения, можно было бы в отличие от первой обозначать как физическую причину утомления.[1]

---

[1] Утомление через недостаточный интервал как утомление sui generis не рассматривал, насколько мне известно, никто до сих пор; авторы, занимавшиеся специально вопросами утомления, отождествляли явления, вызванные этим моментом, с явлениями утомления в обычном значении; напротив, исследователи, имевшие дело с очень большою частотою раздражения, как Энгельманн и Грюнхаген, не видели за интервалом того значения, которое он мог бы играть как фактор утомления в обычных явлениях. Но мы пришли к необходимости рассматривать это явление как утомление и обозначать его этим именем лишь с прибавкою отличительных признаков ввиду того, что этим устраняется значительно путаница в терминологии, и в то же время явления утомления группируются в определенном порядке. В самом деле, обязательно обозначать словом утомление все, что при действии раздражителя на мышцу неизбежно ведет к понижению эффектов сокращения.

Понижение эффектов при продолжающемся действии данного раздражителя, как бы оно ни происходило, всегда и всеми будет обозначаться невольно как утомление. И дело точного анализа только расчленить ближе, где лежит существенно причина этого: в свойствах ли самой мышцы со стороны запаса ее сократительных сил или в свойствах раздражителя, или в том и другом в известной степени. Если же к этому можно было бы доказать еще, что утомление через недостаточный интервал может замешиваться в явления утомления мышцы и в естественных условиях возбуждения, то этот термин имел бы законное право на существование. Так как, по нашему мнению («Телефонические исследова-

Такая попытка толкования утомления может показаться в иных случаях проведенной слишком пристрастно в пользу одного из двух факторов. Но это неизбежно, когда требуется выдвинуть в дополнение к известному фактору другой фактор, на который не обращалось до сих пор достаточного внимания или которому придавалось другое значение. Затем, если представленное толкование проведено не всегда совершенно доказательно, то причину этого, хоть отчасти, можно отнести к недостаточной полноте современного фактического материала; в оправдание же его raison d'être можно указать на то, что оно допускает разностороннюю дальнейшую поверку и поднимает ряд новых вопросов, имеющих свой собственный интерес.

Для настоящего момента такая попытка имеет значение уже с той стороны, что она позволяет привести в порядок крайне разнообразные и непонятные без нее явления. Притом она счастливо уходит от самого щекотливого для нее затруднения, именно: почему с интервалом раздражения, как фактором утомления, связаны в разных случаях разные последействия? Почему иногда достаточно сменить только интервал, и тетанус сразу поднимается, в других же случаях наблюдаются сильные последействия в смысле пониженной

ния...», стр. 43 и 52 [*52 и 62*]), естественное сокращение мышцы определяется большим числом импульсов, не 18—20, как принято полагать, то нам кажется возможным вмешательство рассматриваемого момента в явления утомления и при нормальном возбуждении мышцы. Не место было бы теперь входить в детальные рассуждения по этому предмету, как данный фактор мог бы вмешиваться в явления естественного утомления, как организм мог бы реагировать на недочеты в этом отношении. Заметим только, что дрожание утомленной мышцы при волевом сокращении, может быть, имеет отношение именно к этому фактору как аналогичное явление при искусственном тетанусе. Как бы дело ни решилось по отношению к естественному сокращению, из предыдущего должно быть ясно, что все явления искусственного тетануса могут быть поняты и предусмотрены только при допущении существования утомления через недостаточный интервал как фактора, отличного от утомления через сокращение.

раздражительности? Ответ на это, как видно, дается просто: с интервалом тетанического раздражения связаны, во-первых, *ближайшие* действия друг на друга волн возбуждения, именно двух смежных волн, которые и устраняются тотчас с переменой частого раздражения на редкое; но, во-вторых, соединяются с ним еще *отдаленные* действия, основывающиеся на суммированном влиянии декрементных токов. Эти последние зависят уже не только от интервала, но также и от числа волн *с декрементом*. Этим обстоятельством объясняется, между прочим, также и то совершенно непонятное ни с какой другой точки зрения явление, что раздражение сильное и частое, действовавшее уже как раздражение *Ps.*, если его заменить временно на раздражение *Op.*, получает за время действия этого последнего раздражения, напрягающего сократительные силы мышцы, получает снова способность производить мышечные сокращения и лишь постепенно приводит снова мышцу в состояние *Ps.*; выходит, как будто мышца отдохнула во время тетануса, вызванного редким раздражением. Теперь мы можем выразить этот факт просто таким образом, что частое раздражение, приложенное вновь после редкого раздражения, нуждается в некотором времени (все меньшем по мере истощения мышцы), чтобы опять получился достаточно сильный суммированный декрементный ток. Может быть, только *на этой почве* начинают успешно сказываться и *ближайшие* депримирующие действия друг на друга двух смежных волн, что и выражается для нас, наконец состоянием *Ps.*

Таким образом, дается некоторая *общая точка зрения* по отношению к крайне сложной зависимости утомления от интервала раздражения. Было бы долго входить в более подробный анализ явлений ввиду ее. Не мешает обратить внимание только еще на одно обстоятельство. С этой точкой зрения гармонирует тот факт, что известный колеблющийся ход тетанической кривой при частом раздражении (кривая 1-я от *A* до *C*) наблюдается лишь при *непрямом* раздражении, но никогда при прямом, по крайней мере, если тетанизирующие

индукционные токи проходят по всей длине мышцы, как это у нас всегда и делалось.[1] В самом деле, это так и должно быть при зависимости колеблющегося хода кривой от декремента: последний, очевидно, не должен резко вмешиваться в дело, когда раздражающий ток действует по всей длине мышечного волокна.

Вмешивается ли тот же момент в падение тетануса в случае *низкой* частоты раздражения, когда тетаническая кривая не осложняется первичным падением, вторичным поднятием и пр.,— сказать с определенностью трудно. Можно предположить, что падение тетануса тогда есть просто следствие последовательного истощения сократительных сил мышцы; но, с другой стороны, нельзя также решительно отрицать вмешательства и этого момента. Если не суммированный декрементный ток, то отрицательные влияния одной предшествующей волны на последующую могут начать себя обнаруживать и при редком раздражении в дальнейших стадиях утомления, при известном истощении. Следовательно, падение тетануса тогда может быть выражением тоже сложной причины. Впрочем, эти отношения только затрагиваются нами ради принципиальной полноты постановки вопроса, но, в частности, сами по себе нас в настоящее время не интересуют: существенного к теории тетануса через это прибавилось бы немного.

Напротив, для общей теории крайне важно установить *положительные* влияния от предшествующей волны на после-

---

[1] Последней оговоркой делается намек на то, как могут быть разны условия тетанического раздражения мышцы, прикладывается ли оно по всей ее длине или только к ограниченному участку. Если обратить дальше внимание на то, что при прямом раздражении могут происходить не только действия волн возбуждения друг на друга, но и действия их на раздражающие токи, и обратно, наконец, при малом интервале чистые полярные действия самих токов на токи, по Крису и Сьюоллу, то легко убедиться, что случай прямой тетанизации мышцы едва ли проще для анализа, чем случай непрямого раздражения: здесь надо считаться только с последовательностью доходящих до мышцы по нерву волн возбуждения.

дующую (§ 97). Будет это установлено, будет вместе с этим дано объяснение всему самому характерному в тетанусе: его большей высоте в сравнении с высотой одного максимального сокращения, большей абсолютной силе мышцы за время его, большему числу мышечных вибраций, чем это можно было бы предположить по кривой одиночного сокращения, и пр. Вместе с объяснением всего этого выяснится и смысл зависимости нарастания тетануса от частоты раздражения. Мы не смеем думать, что наша точка зрения на эти факты единственно возможная и во всех частностях верная. Мы далеки от такой мысли. Но что нам кажется несомненным, это — правильность принципа, положенного в наше объяснение: исходя из взаимного действия волн возбуждения друг на друга, рассмотреть все известные явления тетануса,— такой попытки до сих пор не было сделано. Правда, Бернштейн, как мы видели, ставил вопрос о налегании волн возбуждения, но у него такое налегание выходило какое-то чисто механическое, без отношения к их взаимным полярным действиям; потому оно и результировалось в конце к одному продолжительному отрицательному изменению мышечного элемента (стр. [*428*]). Между тем, если принять во внимание полярные действия, результат получится совсем другой: объяснятся не только нулевые эффекты, но и положительные — самые типичные для тетануса, отличающие его от изолированных сокращений мышцы,— получится действительно *общая теория тетануса* для всех его проявлений при разнообразных условиях раздражения. Поэтому-то, не настаивая на правильности в деталях и частностях наших рассуждений, мы желали бы только указать на плодотворность самого принципа. Примем его, возьмем для рассмотрения взаимные полярные соотношения двух смежных волн возбуждения; перейти отсюда к толкованию явлений можно уже разными путями. Выбранный нами путь казался нам не единственным, как мы оговорились (стр. [*431*]); но он был выбран лишь потому, что казался более сподручным и коротким. Дальнейшая экспериментальная разработка

возбужденных таким образом вопросов должна решить, что тут есть верного, что надо будет изменить; для настоящего же фактического материала принятая здесь точка зрения представляется нам все-таки самой простой и всеобъемлющей.

---

102. В предшествующих параграфах мы пытались, насколько было в наших силах, выяснить теоретически происхождение состояния *Ps.* Для него необходимо, чтобы каждая последующая волна возбуждения приходила с нерва в мышцу через интервал очень малый, не превышающий фазу невозбудимости, оставляемую предшествующей волной. Эти условия происхождения делают в известной степени понятным, что, с одной стороны, состояние *Ps.* не может быть равнозначуще с полным отдыхом, так как с этим связана некоторая внутренняя молекулярная работа, а следовательно, должно быть связано и своего рода утомление, но утомление, отличное от сопровождающего сократительную деятельность мышцы; что, с другой стороны, мышца должна во время этого состояния представлять некоторую невозбудимость, подавленную раздражительность (глава VII, §§ 60—63).

Но этот последний пункт требует некоторых дальнейших разъяснений, ввиду сложности относящихся сюда явлений.

Для теоретического выяснения дела было бы весьма важно поставить опыт такого рода, где и раздражение *Ps.* и раздражение пробное (на раздражительность за это время) прикладывались бы оба прямо к кураризованной мышце. Пока я не мог придумать подходящей и безупречной формы такого опыта. Поэтому пока приходится ограничиться обсуждением фактов так, как они получаются, когда и раздражение *Ps.* действует с нерва и раздражение пробное тоже в сущности действует через нервные элементы. В самом деле, в наших условиях опытов, хотя бы мы прикладывали пробное раздражение и прямо к мышце, хотя бы оно было даже не электрическое, но никогда нельзя с уверенностью сказать, что оно не действует через нервные элементы мышцы; скорее

следует напротив, принимать именно это последнее, так как нервные элементы признаются вообще более раздражительными, чем собственное вещество мышцы.

Следовательно, при такой постановке опытов необходимо помнить, что, обсуждая явления, говоря о раздражительности мышцы во время состояния *Ps.*, мы имеем в сущности дело (весьма вероятно) с пробами ее непрямой раздражительности. Но известный смысл таких опытов этим не уничтожается: мы знаем с положительностью, что пробное раздражение, если оно прикладывается к элементам нерва, то к элементам действительно раздражительным в это время, что, с другой стороны, и раздражения, приводящие мышцу в состояние *Ps.*, идут к ней в виде действительных возбуждений.

Таким образом, такие опыты сохраняют известный смысл. Но явления, которые при этом наблюдаются, далеко сложнее и разнообразнее, чем можно было бы думать, ввиду изложенного в главе VII. Там были изложены только факты, доказывающие, что раздражительность мышцы по отношению к пробному раздражению тогда подавлена. В действительности же явления, представляемые одновременным приложением двух раздражений, настолько сложны и запутанны, что мне казалось долгое время невозможным свести их к какому-либо правилу. Присоединение к одному тетаническому раздражению, действующему на нервный ствол, другого тетанического, прикладываемого к мышце (или тоже к нерву, но в удаленном участке его), дает то повышение, то понижение, сначала действует так, а потом иначе. Равным образом, изменчиво и действие первого раздражения по отношению к этому второму. Можно было бы, напр., предположить, что когда к одному раздражению *Op.* присоединяется другое *Op.*, то это должно быть равнозначуще усилению раздражения и дать *Ps.* На деле иногда получалось так, иногда иначе.

Однако и для этих необычайно сложных явлений — гораздо более сложных, чем те, с которыми приходилось иметь дело при смене силы одного тетанического раздражения,—

удалось найти руководящую нить. Такая руководящая нить дается полученной выше общей точкой зрения на тетанус; но она могла быть добыта и сделалась способной доставить руководящие указания лишь после того, как опыты выяснили ближе, какие эффекты усиления сокращений соответствуют действительно усилению раздражения, какие, наоборот, лишь ослаблению его, какое падение тетануса характеризует повышение силы или частоты раздражения, какое сопровождает понижение того или другого из этих факторов раздражения.

Указанной общей точкой зрения характеризуется известное состояние мышцы и ее невозбудимость тогда к другому раздражению. Так как это другое раздражение действует на нее также в действительности через нервные элементы, то при этих условиях волны возбуждения от одного тетанического раздражения должны встретиться с волнами другого, и до мышцы доходит лишь *результат этой встречи:* мышца выразит только этот результат. Каков будет эффект на ней, все зависит, во-первых, от состояния ее утомления в данное время, во-вторых, от взаимного значения силы и частоты того и другого из комбинируемых раздражений.

103. Легко заметить, что мы имеем в виду говорить об явлениях, которые иногда обозначают выражением: интерференция возбуждений. Однако дело представляется нам далеко не так, как это обыкновенно в таких случаях делается (см. ниже примечание). Странным образом, это слово употребляют часто в том случае, когда речь идет об явлениях, в которых одно возбуждение должно быть непременно сведено на нуль другим возбуждением, обыкновенно очень сильным. Такое представление об интерференции противоречит самому смыслу выражения, заимствованному из физики: там из двух интерферирующих периодических движений разной интенсивности никогда не может получиться полного и продолжительного нулевого эффекта.

Теперь, когда имеются довольно точные представления об одиночной волне возбуждения, о скорости ее движения по

нерву или мышце, о ее распространении из фокуса возбуждения в двух противоположных направлениях, такое понятие об интерференции является совершенно несостоятельным. После того как мы рассмотрели выше (§§ 95 и 99) соотношения двух последующих волн друг к другу, нам нет надобности развивать здесь еще более подробно наш взгляд на то, насколько разнообразны могут быть случаи от встречи волн возбуждения друг с другом в нервном или мышечном аппарате.[1]

Нас интересует теперь именно только результат этого. Приложив к нерву одно раздражение *Ps.,* следует по отношению к другому раздражению задать с нашей точки зрения вопрос: будет ли это второе раздражение в состоянии нарушить правильный и частый ход волн возбуждения, каковой ход необходим для сохранения состояния *Ps.,* или это сделать оно не в состоянии?

Можно вперед сказать, что, если это второе раздражение будет интенсивно, оно непременно это сделает, хотя бы оно было само раздражение *Ps.,* т. е. нарушится правильный ход волн возбуждения с недостаточным интервалом, получится нарушенное течение раздражений от первого источника тетанизации, нечто вроде того, когда его собственный прерыватель начинает спотыкаться и действовать неправильно (кривая 8): результатом будут *мышечные сокращения как свидетельство нарушения состояния Ps.*

Напротив, если второе раздражение представляет очень малую силу, то его волны возбуждения будут не в состоянии отразиться нарушением стройного хода волн от сильного и

---

[1] Едва ли есть надобность в оговорке, что здесь трактуются явления только по отношению к нервно-мышечному аппарату и вовсе не имеются в виду механизмы, более сложные и специальные. Обсуждение заодно и последних только бесполезно осложнило бы вопрос, вытекающий из данных опытов и относящийся к аппарату, наиболее простому и наиболее изученному в основных свойствах.

частого раздражения *Ps.*; в этом случае соответствующее последнему состояние не будет нарушено, и слабое пробное раздражение не даст никаких заметных эффектов. Но это не потому, что тут произошла интерференция, а напротив, потому самому, что оно было не в состоянии интерферировать с сильным раздражением настолько ощутимо, чтобы нарушить созданный им порядок. Или, выражаясь иначе, слабое раздражение не дает эффекта при одновременном действии раздражения *Ps.* именно потому, что тут *не произошло интерференции,* не произошло в степени, достаточной для обнаружения эффектом сокращения.

Значит, по нашему взгляду на дело, когда комбинируются два раздражения, одно, способное вызвать мышечные сокращения, а другое, ведущее к состоянию *Ps.,* то дело вовсе не представляет по сути складывания какого-то плюс с каким-то минус, как иногда высказывалось мнение. Мы сложим потом два раздражения *Ps.,* т. е., выражаясь этим языком, два минуса, и у нас получится мышечное сокращение, т. е. положительный эффект. Очевидно, такое мнение совершенно падает перед фактами.

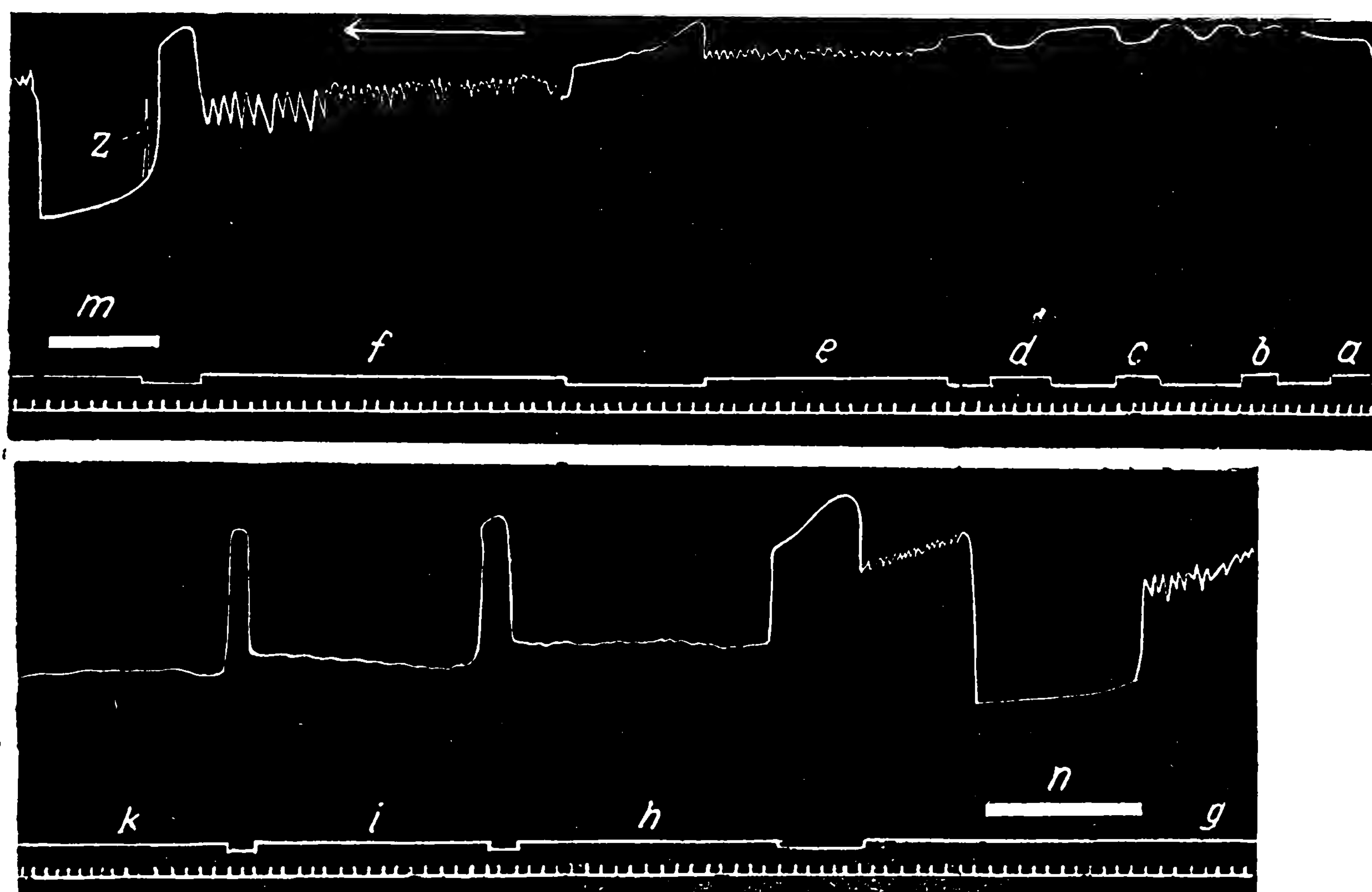
Более слабые тетанические раздражения с нерва (*Op.* и suboptimum) суть вместе с этим по отношению к мышце возбуждения низкого числа колебаний независимо от частоты производящего их раздражения (§§ 81—89). В то же время весьма вероятно, что эти возбуждения трансформированного периода представляют каждое само по себе более медленное протекание, чем те волны возбуждения, которые получаются от сильных раздражающих токов и доходят до мышцы без изменения периода раздражения. Поэтому немудрено, что они, встречаясь по длине нерва с волнами возбуждения от раздражения *Ps.,* очень сильного и частого, не в состоянии обнаружить своего воздействия на него. Поэтому-то кривая 43 и производит на нас такое впечатление (глава VII, § 61), как будто раздражение *Op.* совсем не существует, пока одновременно с ним действует раздражение *Ps.*

Напротив, нам следует ожидать, что, если заставить одновременно с раздражением *Ps.* действовать другое раздражение, тоже очень сильное, но редкое (следовательно, без трансформированного периода возбуждения), то последнее отразится нарушением состояния *Ps.*

Следующий пример подтверждает это совершенно убедительно. Опыт представлен с самого начала действия на мышцу двух раздражений. Он по детальном рассмотрении покажет, что все постепенные модификации в эффектах от двух комбинирующихся раздражений только и могут быть понятны с развиваемой точки зрения, при точном знании в то же время того, как мышца в разных стадиях тетанизации относится к силе и частоте раздражения. [Кривая *54*].

В этом примере взяты оба раздражения такой силы, что если бы и второе имело достаточную частоту, то оно также было бы способно привести мышцу к состоянию *Ps.* Вначале действует одно редкое раздражение (*R*). Оно поднимает, по обыкновению, тетанус постепенно и далеко не доводит еще его до максимума укорочения, когда к нему присоединяется (*a*) частое раздражение (*S*) и сразу *поднимает* тетанус на более значительную высоту. По прекращении раздражения *S* теперь *R* может держать тетанус на этой высоте и даже поднимает постепенно его еще выше (долина между *a* и *b*). Когда во второй раз (*b*) присоединяется к нему раздражение *S,* оно производит самое высокое поднятие на всей кривой, переходящее в быстро развивающееся падение. Затем остается одно *R* (долина между *b* и *c*), и оно держит тетанус на значительной высоте. Третье присоединение (*c*) к нему частого *S* теперь уже производит сразу падение тетанической кривой. То же делает *d.* Когда в пятый раз (*e*) приводятся во взаимную комбинацию оба раздражения, кривая тоже понижается и представляет довольно правильную волнистость. То же повторяется при комбинации обоих раздражений *f* (понижение тетанической кривой и волнистость ее). После *f* некоторое время действует *одно* раздражение *R,* и затем оно

прекращается на время *m*. Значит в этот момент была прекращена всякая тетанизация. Кривая начинает сильно падать, но она продолжает свое падение, хотя затем прикладывается



Кривая 54. На мышцу действуют два тетанических раздражения, то одновременно друг с другом, то в отдельности. Одно из них небольшого числа колебаний (около 24 в 1 сек.) и приложено к нерву в средней части ствола. $MT = 28$ см; сила раздражения во время опыта — 18 см. Другое средней частоты, около 70 колебаний прерывателя. Электроды приложены по концам мышцы. MT — 7.5 см; сила раздражения — 4 см. Время действия этого раздражения отмечается возвышенностями 2-й линии. Первое, редкое раздражение действует непрерывно, все время опыта, за исключением времени, соответствующего двум широким белым полосам (*m* и *n*), отмеченным от руки, когда оно прекращалось и действовало одно второе (частое) раздражение.

(*g*) частое раздражение *S*. Последнее стало теперь ясно раздражение *Ps.;* при своем приложении оно дало кратковременный зубец (*z*), как истинное раздражение *Ps*. Затем в промежутке между *m* и *n* вступают в одновременное действие опять

оба раздражения: получается волнистый тетанус высоты, как видно, почти *средней* между тетанусом, производимым теперь одним редким раздражением (между *f* и *g*), и тетанусом, определяемым действием одного частого раздражения. То же говорит и волнистый тетанус между концом *n* и концом *g*. При одновременном действии обоих раздражений в случаях *h* и *i* все более берет преобладание значение раздражения *S* над значением раздражения *R:* комбинированный ими тетанус становится все ниже, волнистость выражена все слабее. Значит, *теперь преобладает* раздражение *Ps.*

Ясно, что весь ход кривой до мельчайших подробностей объясним с нашей точки зрения на состояние *Ps.,* когда известно в то же время, как относится мышца к раздражению средней и низкой частоты в разных фазах тетанизации (глава VIII). Вначале раздражение частое лучше тетанизировало мышцу, чем раздражение редкое, и при совместном действии их оно давало тон кривой; в конце тоже оно дает преобладающий тон кривой, но оно стало теперь раздражение *Ps.,* в середине кривой наблюдается средний эффект от двух раздражений, пока раздражение *S* не выразило еще очень сильно своих свойств в смысле раздражения *Ps.*

Замечательна тут тоже волнистость тетануса при одновременном действии двух раздражений. Она — явление очень постоянное, когда тетанус от комбинируемых раздражений не держится уже около максимума укорочения, но и не упал еще очень низко. Такой *волнистый тетанус* может служить, в известной степени, признаком интерференции двух тетанических возбуждений нерва, и мы с ним встретимся еще не раз. Его нельзя никоим образом ставить в зависимость от неправильного действия прерывателей первичного тока. Период волн такого тетануса в разных случаях неодинаков, как можно видеть и из приведенного примера, но, вообще говоря, на секунду падает не больше 5 волн, часто меньше.

104. С нашей теоретической точки зрения нельзя рассматривать явления ни в какой стадии, подобные описанным сей-

час, как результат сложения двух противоположных величин; напротив, этой точкой зрения предусматривается, что совершенно аналогичные явления можно получить, если комбинировать два раздражения *Ps*. Это предположение подтверждается на опыте до очевидности убедительно.

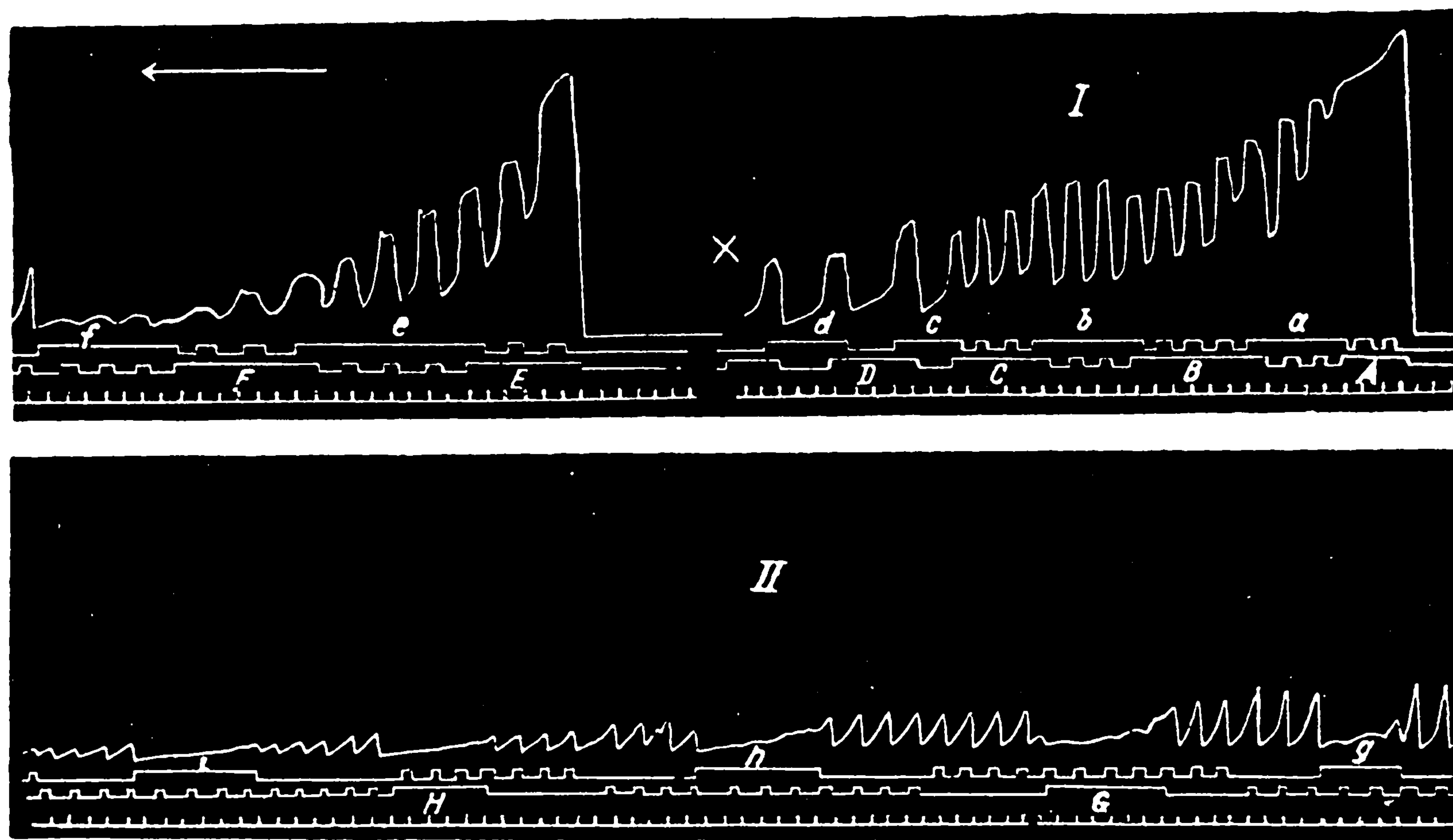
Кривая 55 представляет опыт, где от времени до времени мышца подвергается совместному действию двух тетанических раздражений, оба большой силы и средней (по нашей терминологии), но неодинаковой для них обоих частоты. Каждое из этих раздражений в отдельности способно через известное время привести мышцу в состояние *Ps*. Время приложения каждого раздражения отмечается особым для него сигналом.

Сначала прикладывается (*A*) раздражение 2-е (к мышце); во время его действия пробуется 2 раза присоединить к нему на короткое время раздражение 1-е (с нерва), но это не вносит пока никаких изменений; кривая быстро падает, как при сильном раздражении большой частоты. (Опыт производился 21 мая над лягушками, довольно давно пойманными, мышцы которых скоро обнаруживали явления утомления). Затем продолжительно действует (*a*) раздражение 1-е; под влиянием его тетанус падает еще скорее, чем при раздражении 2-м; присоединение к нему время от времени (3 раза) раздражения 2-го ведет каждый раз *к повышению тетануса.* Снова прикладывается (*B*) продолжительно раздражение 2-е; и от него тетанус падает быстро, хотя не так сильно, как в предыдущем случае; точно так же краткое присоединение к нему раздражения 1-го (4 раза) сопровождается каждый раз *значительным поднятием тетануса,* и последний обнаруживает тогда слегка волнистость.[1] Совершенно то же повторяется в случаях *b* и *C*.

Дальше во времена *c, D* и *d* пробуется производить присоединение к действующему раздражению другого одно-

[1] На кривой скопировано это неясно

кратно, но на более продолжительное время. Видно, что и то и другое раздражение в отдельности держат тетаническую кривую очень низко, но *присоединение к нему другого* в это



Кривая 55. Обыкновенный препарат. Оба молотка Гальске поставлены на довольно большую, но неодинаковую частоту. Действие на мышцу двух сильных раздражений неодинаковой, но значительной частоты, то одновременно, то в отдельности. 1-е — частоты около 90 колебаний; прикладывается к нерву в средней части его длины; время приложения отмечается возвышенностями 2-й линии. *МТ* = 28 см; сила раздражения — 18 см.

2-е — раздражение около 70 колебаний; действует прямо на мышцу; время действия его отмечается возвышенностями 3-й линии. *МТ* = 12.3 см; сила раздражения — 9 см.

Между опытом I и II проходит пауза (X) около минуты. Продолжительное действие раздражения 1-го обозначается на линии *малыми* латинскими буквами; то же по отношению к раздражению 2-му обозначается *большими* латинскими буквами на 3-й линии.

время всегда ведет *к значительному поднятию,* имеющему притом волнистую вершину.

Эти явления получают для нас совершенно определенный смысл, если мы знаем, что каждое из данных двух раздражений развивает само по себе скоро состояние *Ps.,* что это со-

стояние нельзя перевести в тетанус *усилением* раздражения, а только *ослаблением* или его силы или частоты. Стало быть, во всех этих пробах, присоединение к одному раздражению, не действующему, видимо, возбудительно на мышцу другого такого же раздражения, может вести к тетаническому поднятию (волнистому) только при условии, что оно ослабляет скрытый эффект действия другого, и обратно.

Что это так, что каждое из этих раздражений теперь стало раздражение *Ps.*, в этом для нас нет никакого сомнения после всего вышеизложенного. Это можно было бы доказать ослаблением каждого из них до *Op.* Но на приведенной кривой доказательство дается на другом пути.

После некоторого отдыха (около минуты) опыт начинается снова (II). Случаи *E, e, F, f* аналогичны с вышеизложенными. Но дальше, после *f* ход опыта изменяется в характере. Одно из раздражений, сначала 2-е, несколько раз на короткое время пускается в действие и прекращается (городки 3-й линии после *f*, их всего 8). Как раздражение *Ps.* (§§ 25, 63), оно при каждом таком приложении дает тетанус настолько быстро падающий, что он напоминает одиночное мышечное сокращение. Такие тетанусы могут служить, как служат одиночные раздражения или тетанизация *Op.*, пробой раздражительности мышцы (глава VII, третий способ). И видно, что каждому городку соответствует ясно обрисованный такой проходящий тетанус, пока не прикладывается другого раздражения; но как только другое раздражение пускается в ход (*g*), эффекты от таких ритмических приложений сразу сильно понижаются. Значит, это другое действует на короткие тетанусы, вызываемые ритмическим приложением его, подавляющим образом, т. е. действительно как раздражение *Ps.* То же самое дальше демонстрируется ритмическими приложениями (городки после *g* на 2-й линии) раздражения 1-го; эффекты от него угнетаются приложением (*G*) 2-го раздражения. Такой прием попеременно повторяется еще несколько раз.

Итак, вторая половина кривой доказывает, что и то и другое суть раздражения *Ps.,* с депримирующими их свойствами. В то же время I, как и II в первой половине доказывают, что когда комбинируются два раздражения *Ps.,* то они оба вместе дают сократительный эффект, которого каждое из них само одно дать не может, хотя оно очень сильное раздражение. Однако этот сократительный эффект все-таки на деле ниже того, что давало бы короткое приложение и прекращение раздражения, если бы другое раздражение в это время совсем отсутствовало. Это и видно, если смотреть на городки 3-й линии после *F* и до паузы перед *G*. Тут ясно, что, во времена *f* и *g* действия раздражения 1-го, ритмическое присоединение к нему 2-го дает повышения, но эти тетанические повышения оказываются все-таки сильно пониженными по сравнению с тем, чем они являются, когда не действует подавляюще, как *Ps.,* раздражение 1-е.

Следовательно, задача этого опыта выполнена: доказано, что два раздражения *Ps.,* приложенные одновременно, дают тетанические сокращения. И объяснить это можно только тем, что волны возбуждения этих двух сильных и частых раздражений, нарушая взаимно стройное течение их на мышце, приводят к последней раздражение ослабленным со стороны частоты и правильности.

Так как весь результат при комбинации двух тетанических раздражений определяется тем, дойдут ли до мышцы возбуждения стройными тесными рядами или враздробь, нарушенными со стороны порядка и частоты, то с этой точки зрения следует ожидать, что если мы приложим к препарату, как и в предыдущем опыте, два сильных и частых раздражения, но оба они будут *одинаковой* частоты (у обоих индукционных аппаратов один прерыватель, первичные спирали введены последовательно в цепь прерываемого тока; следовательно, прерыватель одновременно замыкает и размыкает ток в обеих), тогда будет уже значительно меньше шансов, чтобы нарушилось стройное течение возбуждений к мышце. Опыт,

действительно, и подтверждает предположение. При такой постановке его два комбинированные раздражения *Ps.* дают меньшей высоты эффекты, чем в случае прерывателей с разным периодом у того и другого индукционного аппарата.

105. Замечательно, что в общем получается одно и то же, если и другое раздражение в таких опытах прикладывается не к мышце, а также к нервному стволу, на значительном (3—2 см) расстоянии от первого. В таких случаях волны возбуждения из верхнего участка нерва, чтобы дойти до мышцы, должны пройти через место приложения 2-го раздражения внизу нерва. Впрочем, едва ли объяснение опыта в этой постановке встречает значительно бóльшие трудности, чем и в раньше описанной. В самом деле, и в том и другом условии могут быть всевозможные случаи встречи волн возбуждения друг с другом, их прямых и поляризационных действий друг на друга. Точно так же мыслимы разнообразнейшие случаи воздействия волн возбуждения и раздражающих индукционных токов друг на друга. Все разнообразие явлений при этом трудно себе вполне и представить теоретически. Тем не менее общий, *валовой* результат для мышцы можно предвидеть. Сколько бы случаев к взаимному вычитанию действий ни представилось, но непременно будут и случаи сложения, и можно быть уверенным, что после присоединения к редкому раздражению раздражения частого результат будет все-таки в известной степени представлять частое раздражение; следовательно, эффект от такого присоединения для свежей мышцы будет повышение тетануса, для утомленной, напротив, его падение в направлении к *Ps.* Обратными эффектами будет сопровождаться присоединение к частому редкого: последнее для свежей мышцы ничего существенного не прибавит (или скорее убавит немного), а для утомленной оно даст знать себя настолько, насколько оно внесет беспорядка в правильное течение к нерву возбуждений от частого раздражения. Поэтому, рассчитывая на общий эффект и имея в виду валовой результат, можно представлять себе отношения при ком-

бинации двух раздражений совершающимися приблизительно по законам интерференции. Значит, в таких опытах на нервно-мышечном аппарате не может уже никак получиться, как выражение интерференции, нулевой эффект при встрече, с одной стороны, сильных волн возбуждения, с другой, — очень слабых. Напротив, нуль возбуждения при пробной тетанизации будет служить лишь признаком отсутствия или, точнее, слабости интерференции этого раздражения по отношению к другому, определяющему состояние *Ps*.[1]

В самом деле, попытаемся доказать эти положения, т. е., что место встречи возбуждений по пути к мышце безразлично, что явлениями встречи предопределяется в сущности лишь то, насколько двойное тетаническое раздражение выйдет часто и правильно.

Опыт, который может разом доказать и то и другое, должен быть поставлен не иначе, как таким образом, что не только мышца, но и нерв, совсем устраняются от обязанности производить комбинацию двух раздражений: вся эта работа должна быть предоставлена физическим свойствам самого раздражающего аппарата; дело нервно-мышечного препарата должно заключаться лишь в том, чтобы показать результат. Будет ли результат один и тот же, в одном случае, когда раздражаемый аппарат берет на себя комбинацию двух раздражений в pessimum для мышцы, в другом случае эту комбинацию производит раздражающий аппарат и передает ее раздражаемому готовою?

Определенный ответ в известном смысле на поставленный таким образом вопрос мог бы значительно упрочить наше положение и в то же время устранить много возможной путаницы во взглядах на рассматриваемые явления.

[1] С этой точки зрения понятно также, что и одиночное максимальное раздражение (как пробное) способно при известных условиях встречи нарушить состояние *Ps*. И действительно, от таких раздражений редко тогда получается полный нуль; обыкновенно эффекты от них только более или менее понижены (§ 62).

Для выполнения задачи такого опыта встреча двух систем раздражающих токов должна происходить в индукционной катушке; поэтому в опыте употреблялась одна только вторичная спираль, и от нее шли одни электроды к нерву. В этой спирали индуцировали токи, то одновременно, то в отдельности, две отдельные первичные спирали, поставленные в известном расстоянии на противоположных концах по отношению к ней. У каждой первичной спирали была своя особая батарея и свой особый прерыватель. Один из них устанавливался на низкую частоту, другой на среднюю (по нашей терминологии). Дело устраивалось или таким образом, чтобы каждый прерыватель сам приходил в колебание, как только замкнется ток его батареи (1—2 Даниэля) одной половиной гельмгольцевского двойного ключа, в то время как другою будет через сигнал Депрэ сделана отметина этого момента,— или же, при другой постановке, прерыватель колебался непрерывно, а батарейный ток направлялся в первичную спираль открыванием побочного замыкания одной половиной двойного ключа, в то время как другая производила при посредстве сигнала Депрэ отметину продолжительности устранения побочного замыкания. В последнем случае в ветвь с первичной спиралью вводилось еще некоторое сопротивление (несколько единиц Сим.) и батарея бралась немного сильнее (2—3 Даниэля).

Так как вторичная спираль во время опыта была одна, то при определении *МТ* и установке силы раздражения от того и другого индукционного аппарата все это достигалось передвижением каждой из первичных спиралей по отношению к вторичной. Сила раздражения для того и другого бралась на 10—15 см выше *МТ*. Токи во вторичной спирали индуцировались или в одном и том же направлении от обеих первичных спиралей или в обратных, т. е., напр., замыкательные индукционные токи от одного источника раздражения совпадали по направлению с замыкательными токами другого или устраивалось по желанию противное применением комму-

таторов в той и другой первичной цепи. Впрочем, это было (и оказалось) неважно по постановке опыта, потому что при втором способе приведения батарейного тока в первичные спирали замыкательные и размыкательные индукционные токи были в высокой степени выравнены в отношении раздражающей силы. Да это неважно было и с той стороны, что при значительной разнице в частоте колебаний того и другого прерывателя мыслимы всевозможные случаи совпадения и расхождения в индуцирующих действиях и со стороны направления и со стороны фаз.

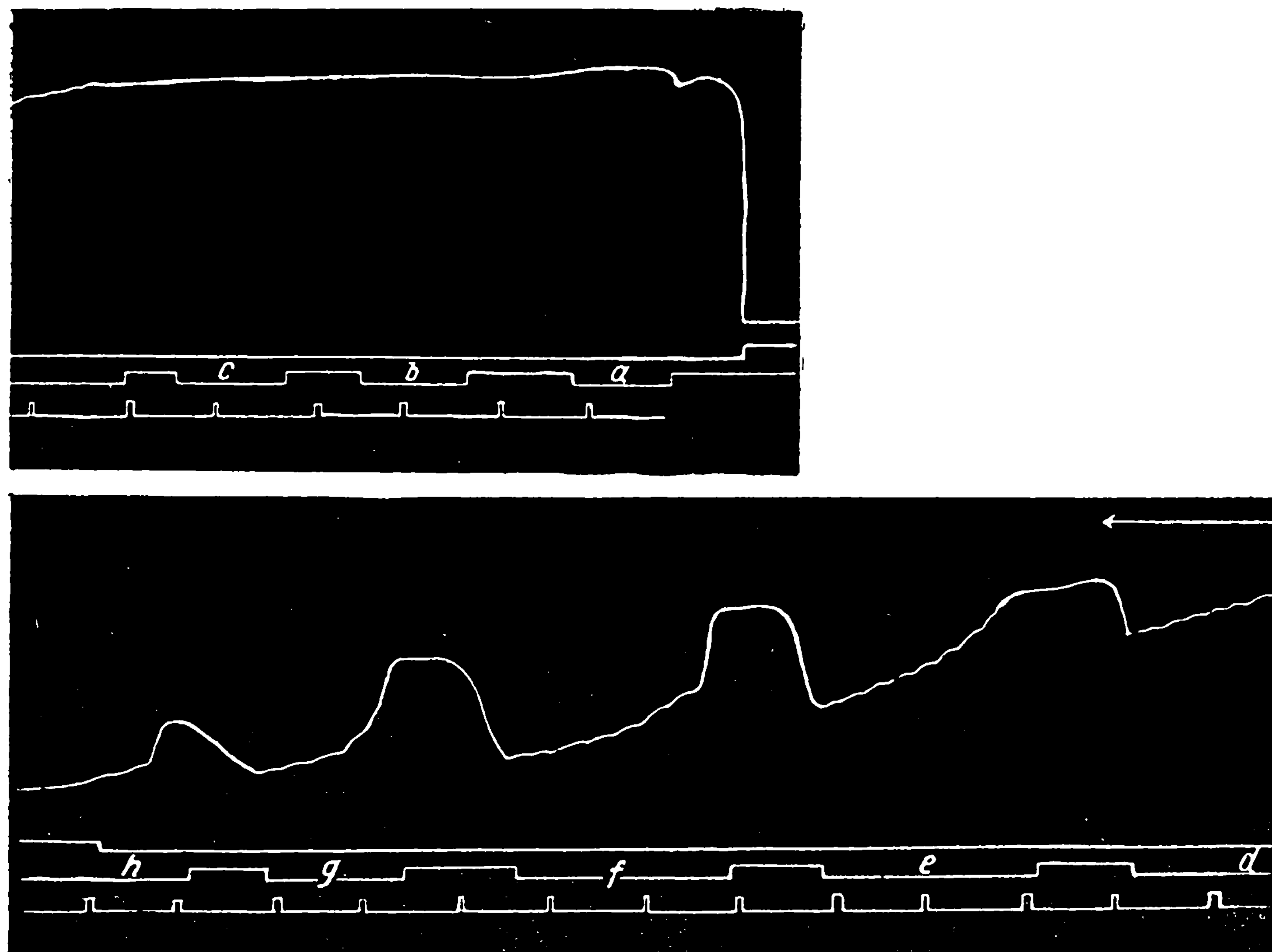
Дальнейшее ведение опыта совершенно уже понятно, так как во всем остальном оно должно было соответствовать опытам, представленным кривыми 54—55.

Результат получился тот, которого и следовало ожидать на основании изложенных соображений, именно: пока мышца не утомлена, присоединение к редкому раздражению раздражения средней частоты повышает тетанус; напротив, в позднейших стадиях тетанизации присоединение того же самого раздражения понижает тетанус, производимый редким раздражением; последнее, присоединяясь тогда к первому, действует обратно — повышает кривую. Однако и здесь, как и всегда при одновременном действии двух раздражений, дает тон миографической кривой раздражение бóльшей частоты.

На представленной кривой [56] все время действует непрерывно раздражение малой частоты: к нему то присоединяется (долины *a*—*h*), то устраняется раздражение средней частоты. Сначала (*a, b, c*) присоединение последнего ведет к повышению тетануса, потом (*d*—*h*) к падению его, и тогда получается комбинационный *волнистый тетанус,* известный уже нам. Так как здесь скорость вращения пишущей поверхности (на 3-й линии — секунды) была больше, чем в предыдущих опытах, то волны представляются более растянутыми в сравнении с прежними кривыми.

Общая картина явлений в таких опытах до поразительности сходна с той, какая дается комбинацией двух раздра-

жений на самом раздражаемом аппарате. Такой опыт, по его физической недвусмысленности, способен более, чем все другое, выяснить нашу точку зрения на состояние *Ps.* с его свойствами. Все дело сводится к тому, с каким периодом дойдут



Кривая 56. Действие на мышцу с нерва через одну и ту же вторичную спираль двух сильных раздражений разной частоты то одновременно, то в отдельности.

2-я линия долиной отмечает время приложения раздражения низкой частоты (около 30 колебаний прерывателя). 3-я линия долинами отмечает время приложения раздражения средней частоты (около 90 колебаний).

Токи приводятся к каждой из первичных спиралей открыванием побочного замыкания.

возбуждения до мышцы и в какой стадии способности к деятельности они ее застанут. То же (частое) раздражение и с того же нерва дает или такой, или обратный эффект, смотря по стадии утомления мышцы.

Таким образом, устраняется всякая возможность смотреть на дело иначе, устраняются всякие туманные и противоречивые представления о смысле сочетания двух тетанических раздражений на нервно-мышечном препарате. Сложное физиологическое явление получает для сути действующих в нем соотношений выражение в простых физических условиях опыта. Но понять все это стало возможно лишь после того, как теоретически выяснилось, что усиление эффектов на мышце после присоединения второго раздражения не есть еще свидетельство за усиление раздражения, что скорее оно может быть свидетельством противного, именно нарушения правильного течения к мышце частых и сильных возбуждений.[1]

---

[1] О явлениях интерференции возбуждений на нервно-мышечном аппарате говорил Валентин (Pflüger's Archiv, Bd. VII, S. 458; Bd. XIII, S. 320). Результаты опытов у него крайне противоречивы и непостоянны; опыты страдают «большими методическими ошибками» (Hermann. Handbuch der Physiologie, II, 1, S. 110). В недавнее время Шифф после своего «Abschied von der Erschöpfüngstheorie» (Moleschott's Untersuch. z. Naturlehre d. Menschen, XI, S. 189, 1876) обратился к интерференции возбуждений, чтобы отыскать объяснение для действия задерживающих нервов, чему он и посвящает снова ряд статей. (Archives des sciences physiques et naturelles, 1877—1878, t. 60, 61, 62, 63 и 64). Он попрежнему рассматривает задерживательные нервы как нервы двигательные, лишь с второстепенным отличием от последних, и попрежнему поддерживает параллель между действием их и действием седалищного нерва в особых условиях — опыт, упомянутый у нас в главе VII, стр. [*305*]. Но он принимает теперь, что, при процессе торможения, вызывающий этот процесс нерв не истощен и проводит свои возбуждения к периферии, что периферические окончания нерва сохраняют свою раздражительность, сохраняет свою раздражительность и мышца. Оба последние образования теряют тогда лишь способность отвечать возбуждением на некоторые раздражители (кровь, электрическое раздражение). Почему теряют? Потому что на них сверху по нервному стволу действует «отрицательное раздражение» (l'irritation négative). Каков характер этого раздражения, где фокус его действия, каковы условия для его проявления? О нем автор говорит: «Мы называем *отрицательным* раздражение,— т. е. преходящее молекулярное изменение, вызванное причиной физической,— препятствующее другому раздражению, которое без первого имело бы положительный эффект,

106. По поводу теоретических рассуждений всей этой главы может быть сделано одно весьма существенное возражение: обсуждая с такою общностью предмет, мы оставили вне рассмотрения целую половину нами же констатированных явлений и притом такую половину, которая становится, повидимому, в противоречие с изложенными здесь взглядами, именно: вторые *Op.* и *Ps.* (§ 5).

Действительно, при нашей теоретической точке дальнейшее усиление раздражения от *Ps.* 1-го не должно давать со-

---

произвести движение или ощущение, или же хоть уменьшающее значительно эффект раздражения положительного» (t. 61, p. 234). И из всего ряда статей нельзя составить более, чем из этих слов, определенного представления об этом роде раздражения. Автор думает, что не всякий раздражающий стимул производит в нерве «молекулярное изменение *в том же самом* смысле, *в том же самом* направлении (курсив автора). Очень вероятно, что два разные раздражения, которые, выходя из двух точек одного и того же нерва, стремятся произвести два разные изменения во всей периферической части, могут во многих случаях противодействовать взаимно произведению последующего молекулярного изменения, достаточно сильного для того, чтобы могло получиться мышечное движение или ощущение,— это даже в том случае, если каждое из двух раздражений в отдельности могло бы вызвать энергичное движение или ощущение» (t. 61, p. 235). По этим словам и по целому ряду опытов в особой статье (t. 62), где комбинируются одновременно два отдельных раздражения, можно было бы думать, что он ищет происхождения «отрицательного раздражения» лишь в условиях интерференции двух возбуждений. Но оказывается, что это только один род отрицательного раздражения — l'irritation négative réciproque (в роде явлений, наблюдавшихся Валентином, электротоническое происхождение которых вопреки подробной критике автора ни в ком не возбудит сомнения, особенно теперь, после детальных опытов с двумя раздражениями на нерве Сьюолла, Вериго). Надо принять, по автору, еще «простое отрицательное возбуждение» (l'irritation négative simple). При этом действует раздражение, которое само по себе не вызывает положительного эффекта, а способно дать знать себя лишь отрицательной стороной. Для примера этого любопытно указать на два опыта, которые автор кладет «во главе этого изложения об отрицательном возбуждении» (t. 62, p. 48). Он прикладывает к препарату постоянный ток, который теперь на него действует как сильный ток Пфлюгера, таким образом, что положительный электрод падает на сухожилие

кращений; уж если при раздражении *силы Ps.* импульсы доходят до мышцы в таком большом числе, что она не в состоянии их воспроизвести соответственным числом своих вибраций, то тем меньше можно ожидать этого при еще большей силе раздражения (2-й *Op.*).

Однако мы считаем такое противоречие только кажущимся: причина его лежит, вероятно, в чисто внешних условиях. Описывая явление вторых *Op.* и *Ps.,* мы имели случай уже заметить (§ 5), что явления эти непостоянны и полу-

---

мышцы, а отрицательный — на нерв «в известном расстоянии от мышцы»; при замыкании тока не получается ничего. «Что в этом случае затрудняет сокращение»? — спрашивает Шифф (имея в виду, что отрицательный — возбуждающий при замыкании — полюс падает на нерв, но, очевидно, не зная разъяснения, данного Гельмгольцом для таких случаев, что анод для нерва образуется тогда местом вступления его в мышцу). По его мнению, затрудняет «отрицательное возбуждение». И вот он одновременно с таким током, направленным восходяще через мышцу и нерв, замыкает другой ток, «производящий то же самое гальванометрическое отклонение» и направленный по длине одной мышцы в нисходящем направлении. Сокращения, конечно, не получается и теперь, хотя второе раздражение одно действовало бы возбуждающим образом. И автор думает, что этот «опыт, положенный во главе изложения об отрицательном возбуждении... не есть, может быть, лишь один, изолированный случай важной серии фактов» (t. 62, p. 48). Идя таким образом, Шифф находит явления «отрицательного возбуждения» и при одном раздражении, и при двух, и при тетаническом. В одних случаях явления получаются постоянно, о других он говорит, что «нам еще не возможно было пока найти взаимную связь, общую теорию, которые соединяли бы различные феномены, полученные нами через отрицательное раздражение двигательных нервов» (t. 62, p. 50).

За место воздействия отрицательного раздражения он принимает, повидимому, нервные окончания, но в то же время приводит и примеры, где явления происходят по длине нервного ствола (t. 62).

Труднее всего понять теперешнее отношение Шиффа к значению утомления при «отрицательном раздражении». Судя по началу, утомление ни нерва, ни мышцы не играет по самому последнему его взгляду никакой существенной роли при этом процессе (t. 60, p. 494—499; t. 61, p. 247—249). Однако он говорит: «Тогда (при прежнем взгляде) мы приняли, что действие задерживающих нервов аналогично действию нервов, исто-

чаются при такой силе раздражения, которая часто притупляет и повреждает раздражительность нерва. Выражается последнее сильным перемещением *MT* на шкале раздражения вверх. В других случаях, правда, этого не наблюдается, *продолжительных* вредных последействий от тетанизации *силы Op.* и *Ps.* вторые не замечается. Но значит ли это, что такие вредные влияния тогда совсем отсутствуют, что они не действуют совсем, хотя бы непродолжительно, летуче, во время самого раздражения? Едва ли можно на такой вопрос отвечать утвердительно, т. е., другими словами, едва ли можно отрицать возможность происхождения 2-го *Op.* от временных, быстро преходящих повреждений раздражительности нерва.

Но можно привести и прямое доказательство за возможность происхождения 2-го *Op.* именно от понижения деятель-

---

щенных электрическим раздражением. Теперь мы приходим к заключению, что действие нервов истощенных обнаруживает аналогию с действием нервов задерживающих. Мы оправдываем это заключение в продолжении этих мемуаров» (t. 61, p. 250). В другом месте он также замечает, что двигательный нерв (седалищный) действует известным образом, «если он через истощение превращен в нерв задерживательный» (t. 63, p. 16); но на той же странице по отношению к блуждающему нерву он утверждает, что задерживательное действие его «зависит *от натуры раздражающего агента* (задерживаемого возбудителя), а не от состояния нерва или формы движения сердца». Таким образом, в разных случаях разно. «Впрочем, всякое отрицательное возбуждение относительно» (t. 63, p. 15). Можно видеть, что в последнем ряде мемуаров Шифф не только не разъяснил давно поставленных им вопросов, но еще более их запутал. Нам нет надобности входить здесь в дальнейший разбор того, насколько взгляды его несостоятельны. По отношению к обыкновенному нервно-мышечному аппарату наше «раздражение *Ps*» и его «отрицательное раздражение» не имеют ничего общего ни в понимании формы и роли раздражителя, ни в представлении места развития явлений, ни в значении какого-либо утомления нерва для происхождения явлений. По отношению же к нерву сердца мы считаем совершенно лишним входить теперь в рассуждения, так как в настоящем случае мы имеем дело с физиологическим аппаратом, более простым и вообще лучше изученным; следовательно, взгляды на него не могут быть ни в каком случае ставимы в зависимость от взглядов на последний.

ности нерва при сильном раздражении. Доказательство это берется из прежних телефонических опытов, следовательно, в фактах, полученных нами раньше, независимо от необходимости добыть доказательство для настоящего случая. Отводя тогда нерв к телефону и исследуя, как изменяется нервный тон (токи действия) в *силе* в зависимости от силы раздражения, можно было каждый раз убедиться, что нервный тон самый чистый и сильный получается при не слишком сильных градациях силы раздражения; усиление раздражения дальше этого делает звук в телефоне слабым, смутным, усложненным и превращает тоны в шумы.[1]

Отчего происходит такое ослабление токов действия нерва при усилении раздражения, разбирать этот вопрос в данном случае нет надобности: достаточно того, что это явление постоянное и, стало быть, неизбежно связанное с действием сильного индукционного тока на нерв. Явление это удостоверяет, что при очень сильных раздражениях волны возбуждения начинают итти к нерву и слабее и теряющими свой чистый периодический характер, сбиваясь в шумы.

Очевидно, объяснение происхождения 2-го *Op.* дается этим вполне. Но тогда становится не совсем понятно его непостоянство и еще более непонятно, почему за ним должен следовать 2-й *Ps.* Первое недоразумение устраняется вместе с устранением второго. Объяснение 2-го *Ps.* с большею вероятностью надо видеть в следующем: когда усиливается раздражение выше силы *Op.* 2-й, начинают действовать уже ясно униполярные раздражения по длине нерва; эти последние, очевидно, доходят до мышцы опять уже с неизменным периодом, в виде частых возбуждений, как и при 1-м *Ps.* Следовательно, это опять будут возбуждения сильные и действительно частые, а не измененные в смутные шумы, как при раздражении силы *Op.* 2-й.

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 62 и 80 [*73* и *90*].

Что и при объяснении этого второго явления факты не подогнаны нами ad hoc, достаточно для того взглянуть на таблицы цитированных сейчас страниц. На них тотчас же видно, что нервный тон теряет в силе и чистоте раньше, чем телефон — аппарат, чувствительный в данном отношении — начинает обнаруживать вмешательство униполярных действий тока; но последние вслед за тем, при еще большей силе раздражения, сейчас же неизбежно будут осложнять наблюдаемое в телефоне.

Теперь становится понятно также относительное непостоянство 2-го *Ор.* и почему он не дает тетанусов такой высоты (§ 5), как 1-й *Ор.* В самом деле, его надо ставить в зависимость от притупления деятельности нерва. Происходит ли такое притупление вследствие того, что сильные индукционные токи в месте раздражения оставляют сравнительно продолжительные электротонические изменения нерва, или нерв тут как-либо прямо притупляется сильным током, но факты притупления налицо. Понятно, раздражительность нерва не будет тогда постоянна; и так как *Ор.* 2-й с той и другой стороны обставлен раздражением *Ps.*, то трудно предположить, чтобы последний с той или другой стороны не был примешан к нему и не понижал его эффекты.

Еще большее непостоянство надо предположить за раздражением *Ps.* 2-й, ввиду такого объяснения. Очевидно, токи такой интенсивности должны сильно повреждать нерв. Это установлено не только мною,[1] но также почти одновременно на другом пути Герингом.[2]

Из сказанного видно, что мы могли считать себя в праве уклониться от подробного исследования вторых *Ор.* и *Ps.* и не принимать их в счет при общем обсуждении явлений тетанического возбуждения. В самом деле, будучи непостоянны и нечисты, явления 2-го *Ор.* и 2-го *Ps.,* при рассмотрении

---

[1] «Телефонические исследования...», стр. 108 [*118*].

[2] Hering, Sitzungsber. d. Wien. Akad., 3-te Abt., LXXXIX, S. 137—158, 219—240.

условий их получения, оказываются не только не противоречащими нашим теоретическим воззрениям, но, напротив, могущими служить своеобразным, хоть и неловким их подтверждением.

Необходимо сделать еще одну оговорку. При обсуждении общих вопросов, может быть, мы были односторонне пристрастны по отношению к нерву, относя все значение интервала раздражения к свойствам мышцы. Между тем, можно предположить, что некоторые явления берут начало не в ней, а уже в нерве, как, например, тон возбуждения — обыкновенно не тон двойного числа колебаний прерывателя, а тон того же числа, что слышится прямо от индукционного аппарата. Относительно таких частностей с решительностью теперь настаивать трудно. Да это и неважно принципиально для вопроса. Из смысла общих рассуждений этой главы видно, что те же явления, которые приписываются нами здесь обыкновенно мышце, надо ожидать встретить и на нерве, но только на последнем, соответственно его известной большей подвижности, более скорому протеканию в нем токов действия, — при еще большей частоте импульсов, при еще меньшей величине интервала раздражения. И если мы не входили иногда в частные расчленения явления на нерв и на мышцу, то только ради краткости изложения и ввиду того, что все существенные трактуемые здесь факты слагаются — в наших пределах частоты раздражения — несомненно в мышце, опять же рассматриваемой самой по себе или с ее нервными окончаниями. Стремление к детальному расчленению явлений и в этом последнем отношении усложнило бы только бесполезно обсуждение общих вопросов, не прибавив много точности при современном фактическом материале. И здесь для нас был прежде всего важен тот факт, что мышца кураризованная обнаруживает ту же или даже *большую* требовательность по отношению к интервалу, чем мышца, раздражаемая непрямо.

Поэтому, не имея в виду настаивать на частностях в расчленении зависимости явлений от свойств мышцы или нерва,

мы считаем, однако, во всех существенных чертах принятое расчленение правильным. И можно думать, что от этого только значительно выиграл анализ исследуемых явлений: лишь после того, как было выяснено, что утомление нерва и его требовательность по отношению к интервалу раздражения не замешаны в известных пределах в наблюдаемые явления, лишь после этого стало возможно с большей определенностью и положительностью обсуждать те же явления в зависимости от свойств мышцы.



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Устанавливая и анализируя последовательно один факт, где получались совершенно извращенные отношения между раздражением и его эффектом при тетанусе, мы должны были все шире и шире ставить вопрос о происхождении тетануса вообще в зависимости от электрического раздражения. Вся трудность задачи, как можно было видеть, заключалась в том, что тетанус при непрямом раздражении оказывается, с одной стороны, крайне запутанной функцией силы раздражения при данной частоте, а с другой, — также крайне запутанной функцией частоты раздражения при данной его силе. Выяснить эти сложные, пестрые и парадоксальные отношения, привести их к известному единству нам удалось, только опираясь на прежние и новые телефонические исследования электрических явлений в мышце, сопровождающих ее тетаническое возбуждение. Телефонические исследования показали именно, что при явлениях тетануса все дело сводится к периоду возбуждения, что период возбуждения весьма часто не есть период раздражения и что он находится в известной зависимости от силы этого последнего. Таким образом, и извращенная с виду зависимость тетануса от силы раздражения свелась по сути отношений на зависимость тетануса от периода возбуждения.

Чтобы выяснить эти основные отношения между тетаническим раздражением и его эффектом, надо бы для этого еще проанализировать самым внимательным и детальным образом

сложные влияния, которые оказывает утомление раздражаемого аппарата на отношение его к силе и частоте раздражения. Влияния эти также настолько сложны, что они представляются с виду модифицирующими эффекты не только количественно, но и качественно. Однако, когда были разобраны подробно относящиеся сюда явления, то свелись также и они к определенной зависимости от частоты раздражения или, точнее, *от интервала раздражения* (что при тетанизации индукционным током почти одно и то же); но с этим термином потребовалось связать другой смысл, а не видеть в нем исключительно значение промежутка между двумя раздражениями для покрытия недочета сократительных сил мышцы. Именно, при ближайшем анализе потребовалось строго отличать расслабление мышцы вследствие недостаточного интервала раздражения от ее утомления вследствие истощения. Нашлись разнообразные доводы, указывающие на то, что расслабление мышцы под влиянием первого условия есть особое состояние (состояние pessimum), причем мышца обладает тогда еще сократительными силами, даже происходит в ней тогда восстановление последних, но у нее утрачена способность реагировать на раздражения. В разъяснении этих своеобразных и сложных отношений мышцы к раздражению и утомлению нам чрезвычайно помогло, как можно было видеть, то обстоятельство, что на основании прежних и некоторых добавочных исследований мы могли совсем не брать в счет утомления самого раздражаемого нерва. В силу того, что нерв не утомляем, задача значительно упростилась в практическом разрешении и много выиграла в теоретическом интересе, так как открылась возможность с известной определенностью трактовать наблюдаемые явления с точки зрения основных свойств мышцы.

Когда установлены были, таким образом, отношения мышцы в разных стадиях тетанизации к силе и частоте раздражения, получились совершенно ясные эмпирические правила, позволяющие указывать вперед, каким тетанусом, какой

высоты и какого периода ответит данная мышца на данное раздражение (стр. [*355 и 387*] и ниже под 21). Вместе с этим стало возможным указать главные причины для многочисленных разногласий между предыдущими исследователями по вопросу о пределах самых выгодных или самых невыгодных действий тетанизирующего тока (§§ 73, 89).

Имея в руках новый и столь разнообразный материал, мы считали своей обязанностью не только свести его к внешнему единству проявлений, но и по возможности дать ему внутреннюю теоретическую связь. Эта задача, после подробного разбора известных в литературе данных и наших собственных результатов, привела нас к попытке теории тетануса. Как известно, до сих пор делались только частные попытки объяснять тетанус с точки зрения накладывания (superpositio) сокращений; но такие попытки ни к чему не привели и привести не могут, как подробно доказывалось выше (§§ 92—94), потому что сами явления накладывания сокращений почти столько же нуждаются в объяснениях, как и тетанус. Предложенная нами попытка объяснения тетануса обнимает, на наш взгляд, все существенные его стороны. В самом деле, задача теории тетануса, очевидно, должна быть направлена по сути дела на то, чтобы произвести тетанус как явление сложное от простых (одиночных) сокращений и затем объяснить, как и почему он отличается от последних. Так как основное его отличие надо признать в том, что он по высоте (и абсолютной силе) далеко превосходит одиночное сокращение, а составляющие его отдельные сократительные акты протекают скорее, чем последнее, то теория тетануса, очевидно, должна быть направлена только на объяснение этих отличий; во всем же остальном он имеет вопросы общие с простым, одиночным сокращением, которые, следовательно, прямо к теории тетануса не относятся. Но ввиду такой специальной задачи теории тетануса требовалось предварительно выяснить себе в возможно конкретных формах внешнюю картину тетануса, как длящегося сокращения, составленного из отдельных простых

членов. Хотя мысль о прерывистой натуре тетануса высказана уже давно, и она редко теперь оспаривается кем-либо в принципе, но доподлинная природа этих отношений далеко не может считаться выясненной. Если читатель припомнит относящуюся сюда литературу, то он признает, что пока не имеется определенного ответа даже на вопрос, какое же наибольшее предельное число простых членов может входить в состав этого сложного явления и есть ли это предельное число одно и то же, если мы за выражение его примем один раз электрические действия, а другой раз механические действия тетанически сокращенной мышцы. Такое положение исследуемого предмета обязывало нас входить в подробные, экспериментальные и критические, анализы; но эта предварительная работа совершенно необходима для всяких теоретических суждений о тетанусе, и с этой целью было приложено с нашей стороны все внимание, чтобы собрать относящиеся к этому пункту факты, связать и параллелизовать, насколько возможно, электрические и механические явления тетануса.

Переходя после этой подготовительной работы к основным вопросам, которые ставятся теорией тетануса, мы должны были признать, что всякое объяснение тетануса непременно должно исходить из рассмотрения взаимного соотношения волн возбуждения друг к другу. И так как некоторые явления (тетанусы с трансформированным периодом) указывали на то, что волны возбуждения претерпевают при известных условиях изменения, то для толкования таких соотношений нам казалось необходимым принять во внимание их полярные действия друг на друга. Оригинальным в таких теоретических соображениях и было именно стремление ввести в объяснения этот последний момент. Когда он был принят во внимание, наметилась, повидимому, возможность объяснить самые разнообразные эффекты тетанического раздражения: и то, чем тетанус существенно отличается от простого одиночного сокращения, и те обстоятельства, когда он не может развиться, хотя бы раздражитель продолжал действовать. Столь важный

в деле тетанизации фактор — интервал раздражения — представляется с этой точки зрения таковым настолько, насколько он определяет характер полярных соотношений смежных волн возбуждения. При этом все существенные явления непрямой тетанизации располагаются в законосообразном порядке, и для всех главных моментов дается толкование из одного общего принципа.

Однако нельзя скрывать, что выяснение самых соотношений между волнами возбуждения оставляет еще желать многого в отношении полноты и определенности. С этой стороны самая основа такой теории должна представляться недостаточно твердой. Едва ли читатель поставит, впрочем, это целиком в вину нам: причиной тому отчасти служит также недостаточная полнота современных знаний в этом отношении. На свою ответственность мы желали бы взять только принципиальное значение такой попытки: в частностях она может сильно измениться в будущем с развитием знаний; но все-таки в конце концов всякое объяснение явлений тетануса должно будет, по нашему убеждению, непременно брать для основных соображений полярные действия волн возбуждения друг на друга.

В настоящем же виде мы считаем изложенное здесь объяснение тетануса только первой попыткой наметить главные черты и представляем его не как установленную строго теорию, а как общую схему для объяснения и вместе с тем как программу для дальнейших исследований. С этой последней стороны оно нам оказало уже некоторые услуги. Так, только руководствуясь им, мы пришли к требованию, что амплитуда токов действия при тетанусе должна быть больше, чем при одиночном сокращении; и это теоретическое требование, с одной стороны, придало смысл одному факту, который имелся у нас в руках уже несколько лет, а с другой стороны, позволило найти новый факт, говорящий в том же смысле, но в других условиях опыта (стр. [*446*]). Точно так же это теоретическое представление о тетанусе возбуждает обратно ряд

вопросов (стр. [*435—436*]) по отношению и к самому простому сокращению, из каковых тетанус должен быть составлен. Поэтому, хотя такие теоретические рассуждения не могли обойтись без недочетов и недомолвок, хотя они представляли некоторые уязвимые стороны, все-таки нам казалось обязательным их изложить здесь.

Зато мы уклонялись совершенно привлекать к делу обсуждения какие-либо явления, имеющие некоторую аналогию, но относящиеся к другим раздражительным аппаратам организма. Полагаем, что от этого дело только выиграло. Какой бы другой аппарат мы ни взяли, он должен представляться или менее изученным в своих основных свойствах, чем данный нервно-мышечный аппарат, или же его надо признать более сложным, и, следовательно, чтобы обсуждать его, пришлось бы вдаваться предварительно в рассмотрение и исключение посторонних для нас и самих по себе не всегда вполне ясных и установленных фактов. Так, напр., нам представлялся не раз случай проводить аналогию между исследуемыми здесь явлениями на мышце скелета и известными явлениями, наблюдаемыми на сердце. К таким аналогиям, в частности, могло бы привлекать нас то обстоятельство, что мы раньше имели случай наблюдать на сердце мышечные тоны, изохронные с раздражением, когда раздражался слабыми токами блуждающий нерв, а сердце было отведено к телефону.[1] Но если обратить внимание на то, что считается почти общепринятым, что блуждающий нерв стоит не в прямом отношении к мышце сердца. а через посредство нервных узлов, то станет очевидной дилемма: или совсем оставить в стороне такие аналогии, как бы они ни казались с виду полны, или трактовать такие явления специально, от начала, с полным экспериментальным материалом в руках. А последнее уклонило бы нас далеко в сторону от нашей ближайшей задачи. В самом деле,

[1] Wedensky. Die telephonischen Erscheinungen am Herzen bei Vagus-reizung. Bull. de l'Acad. imp. d. Sci. de St.-Pétersbourg, t. XXXIX, p. 250; также: Centralbl. fur d. Wissensch., 1884, № 1.

для выяснения явлений по сути гораздо важнее дойти до определенных и ясных выводов по отношению к одному раздражительному аппарату, притом наилучше известному в своих основных свойствах, чем захватывать в рассмотрение все кажущиеся аналогии.

К тому же мы имеем в виду перейти впоследствии к систематическому и детальному исследованию того, насколько констатированные здесь для обыкновенной рубчатой мышцы явления могут быть перенесены на другие раздражительные аппараты организма. Что они вообще могут быть перенесены, в этом едва ли может быть сомнение. Как мы видели, явления эти покоятся на основных свойствах мышцы, а основные свойства всех раздражительных тканей в известной степени должны быть близки между собой и с большою вероятностью могут быть сведены к чисто количественным отношениям. По крайней мере этого можно ожидать в их отношениях к раздражению. Как одна и та же мышца в разных стадиях утомления разно относится к раздражению известной частоты, так мышцы разного рода независимо от их утомления, в зависимости лишь от их большей или меньшей индивидуальной подвижности и быстроты протекания актов возбуждения в них, расположатся, надо ожидать, в известном порядке по отношению к частоте раздражения. С этой точки зрения крайне интересно взять для исследования мышцу, стоящую на другом конце от обыкновенной рубчатой,— гладкую мышцу или мышцу беспозвоночного, близкую к ней по свойствам. Можно с большою вероятностью ожидать, что все те же явления получаются на ней при гораздо меньшей частоте (данной или трансформированной). И этому предположению мы находим некоторые подтверждения уже вперед, напр., у Бидерманна.[1] Он, как раньше его Фик, находил, что иногда сильнейшие индукционные токи не приводят мышцу моллюска Anodonta в тетаническое сокращение; но в отличие от своего предше-

---

[1] Biedermann, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 3-te Abt., XCI, S. 46.

ственника он замечал в то же время, что при известных условиях такое сокращение очень легко получается при весьма слабых прерывистых токах. Для таких странных с виду отношений у нас имеется, повидимому, уже заранее определенная руководящая нить. Когда будут изучены отношения раздражения в зависимости от его частоты и силы к подобным косным мышцам, будет крайне инструктивно перейти к исследованию аналогичных отношений на сосудодвигательных нервах. Насколько концевые аппараты последних должны представлять свойства гладких мышц, настолько можно ожидать здесь тех же самых отношений, особенно если функциональные свойства нерва самого окажутся всюду приблизительно безразличными. Главный интерес исследований будет сосредоточен тут на том, в какой мере разница между сосудосуживающими и сосудорасширяющими эффектами может быть сведена на количественные разницы раздражения со стороны его частоты и силы.

Очевидно, такого же рода исследования заслуживают быть выполненными и по отношению к нервам с другими концевыми аппаратами. Что те же явления должны наблюдаться, напр., на секреторных нервах, в пользу этого имеются у нас уже теперь опытные указания. Раздражая chorda tympani и наблюдая эффекты на слюноотделительной деятельности подчелюстной железы, можно было крайне легко констатировать, что и здесь резко выделяются optimum и pessimum силы раздражения. Соответствующие явления выходят и здесь настолько резко, что они могли быть легко показаны непосвященным предварительно в суть дела наблюдателям (демонстрировалось слюноотделение в общем курсе физиологии).

Таким образом, едва ли может быть сомнение, что аналогичные изученным здесь отношения между раздражением и эффектом должны иметь место и на других раздражительных аппаратах организма. И с этой точки зрения становится крайне интересно рассмотреть эти отношения в их влияниях на функциональную роль нервов разного рода. Рассмотреть

этого мимоходом, конечно, нельзя: потребуются внимательные специальные опыты, определяемые своеобразностью свойств данного раздражаемого аппарата.

Но по отношению и к обыкновенной рубчатой мышце можно ставить еще немало новых вопросов. Не говоря уже о деятельности ее в разных исключительных условиях, как, напр., под влиянием разных ядов, в разных стадиях перерождения и пр., есть основание предположить, не сводится ли, напр., известная разница в действиях мышц сгибателей и разгибателей в зависимости от силы раздражения (Риттер, Ролле)[1] именно к разряду исследуемых здесь явлений? Это весьма вероятно, и решить опытно, повидимому, нетрудно: если верно предположение, то между сгибателями и разгибателями должно обнаружиться аналогичное разное отношение и к частоте раздражения при максимальной его силе. Это весьма вероятно. Тогда станет понятно, что действительно кривые для сгибателей и разгибателей при усилении раздражения должны пересекаться друг с другом и что явление выходит только при непрямом раздражении.

Итак, экспериментальная область явлений, на которые мы могли бы расширить исследования, была крайне велика; но мы всячески стремились ограничиться на возможно небольшом круге явлений и на выяснении основных условий их происхождения. Как известно и как можно было видеть из последней, теоретической главы (X), именно по отношению к самым основным условиям возбуждения существует еще много вопросов, настоятельно требующих разрешения. Уже в силу этого одного обстоятельства, помимо недостатка наших личных сил и средств, должны быть здесь известные недостатки и пробелы, которые иногда, при всем желании, не могли быть нами избегнуты и предусмотрены. Мы со своей стороны с глубоким вниманием и интересом следили за последовательным ходом этих исследований, разделяя с некоторыми нашими

[1] Rollet, Sitzungsber. d. Wien. Akad., 3-te Abt., LXX, LXXII.

предшественниками убеждения, что, лишь когда разъяснятся действия мышцы, физиологического аппарата, сравнительно более простого и выразительного, можно будет с большею определенностью перейти к изучению других раздражительных аппаратов организма, более сложных и менее сподручных для опыта.

В нижеследующем резюмируются, с указанием на параграфы текста, главные выводы из экспериментального и теоретического рассмотрения предмета исследования.

1) При раздражении мышцы с нерва сильными индукционными токами значительной частоты (см. ниже, 21), она быстро расслабляется и впадает в особое состояние, которое не может быть сведено на истощение ее сократительных сил.

2) Из этого состояния она может быть снова переведена тотчас же в сильный тетанус одним ослаблением силы раздражения до известной степени — optimum силы раздражения в данный момент (под 21 *d* при *B* и *C*), между тем как усилением вновь раздражения — до pessimum силы раздражения в данный момент — она опять приводится в то же особое состояние — состояние pessimum.

§§ 1—4, 8—10

3) Сам раздражаемый нерв не принимает никакого прямого участия в происхождении этого состояния: будучи неутомляем, он продолжает тогда попрежнему проводить к мышце волны возбуждения, что несомненно доказывается разнообразными опытами и, между прочим, исследованием токов действия его при посредстве телефона.

§§ 32—35, 80, 85

4) Условия для этого состояния возникают или в нервных окончаниях или, что́ много вероятнее (под 26), в мышце собственно; пока это не решено окончательно, предпочитается здесь относить его к мышце.

§§ 36, 86

5) Пребывание мышцы в состоянии pessimum влияет на ее способность к последующей деятельности двояко: с одной стороны, мышца за это время восстановляет свои сократительные силы и оправляется от утомления; с другой стороны, это состояние нельзя приравнять и к полному отдыху, так как с ним связано некоторое утомление.

§§ 53—55

6) Раздражительность мышцы в состоянии pesimum подавлена, но не совсем. Пробой раздражительности могут служить или отдельные индукционные удары или тетанизирующие токи; пробные раздражения прикладываются или прямо к мышце или к нерву в нижней его части.

§§ 60—63

7) При моментальной смене *сильного* раздражения большой частоты на таковое же малой частоты, и обратно, получаются явления, совершенно соответствующие означенным под 2 (при смене силы раздражения значительной частоты).

§§ 6, 64—68

8) Это зависит от того, что для каждой стадии утомления мышцы есть свой собственный optimum частоты раздражения (максимальная сила). Всякое раздражение, более редкое или же более частое, неспособно удержать мышцу на максимуме укорочения; каждое из последних действует тогда в известной степени как pessimum частоты раздражения.

§§ 69, 71—75

9) Для *свежей* лягушечьей мышцы optimum частоты раздражения (чем в самое короткое время достигается наибольшей высоты тетанус) лежит около 100 колебаний прерывателя в 1 сек.

§§ 74—77

10) Как при частоте раздражения, значительно более низкой этого (*А* под 21), так и при частоте, значительно более

высокой (*C* под 21), мышца не достигает *ни в какой стадии тетанизации* своего возможного максимума укорочения.

§§ 67—69, 71—73

11) Чтобы объяснить ход тетанической кривой при различных условиях раздражения, необходимо, повидимому, различать две формы утомления: *A*) *утомление через истощение,* развивающееся параллельно с работой мышцы, и *B*) *утомление через недостаточный интервал,* растущее параллельно с частотой раздражения и причину которого надо полагать в совершенно других моментах (под 31 и 32).

§§ 56, 70, 90—91, 101

12) Эти две формы утомления обыкновенно осложняют друг друга, но тем не менее они могут быть отличаемы одна от другой: при низкой частоте раздражения преобладает первая, при высокой — вторая; при смене раздражения от optimum к pessimum, и обратно, мышца отдыхает или в одном отношении или в другом; с состоянием pessimum связано, повидимому, только утомление *B*.

§§ 56, 70, 90—91, 101

13) Последействия от тетанизации мышцы изменяются не только в зависимости от частоты и силы раздражения, но еще в зависимости и от высоты мышечных сокращений; в силу этого обстоятельства они оказываются то положительными, то отрицательными, вообще очень сложными и изменчивыми, однако подчиняющимися некоторой законосообразности.

§§ 38—46

14) При раздражении сильными индукционными токами средней и высокой частоты тетаническая кривая представляет своеобразный ход: после первого высокого поднятия она быстро и более или менее сильно падает; затем она образует новое, менее высокое и медленнее протекающее *вторичное поднятие* с соответственным потом падением; в некоторых случаях наблюдается дальше еще *третичное* поднятие.

§ 26

15) Этот ход тетанической кривой варьирует в частностях, но в общем есть явление очень постоянное, причину которого следует искать в сложных моментах, указанных под 11, 12, 38.

§§ 59, 91, 100

16) Колебания на высоте тетануса в соответствие частоте раздражения можно записать без затруднений еще при 75 перерывах индуцирующего тока; весьма вероятно, то же самое может быть прослежено почти до optimum частоты раздражения (под 8, 9); при бо́льшей этого частоте колеблющаяся натура тетануса не может быть уловлена миографически, вследствие большой сложности явлений (19—20).

§ 76

17) Явления под 2, вызываемые сменою силы раздражения, эквивалентны явлениям под 7, вызываемым сменою частоты раздражения, не только по их внешнему характеру, но и по внутренней интимной стороне: более слабые раздражения значительной частоты возбуждают мышцу таким же образом, как сильные раздражения низкой частоты, так как они на пути к мышце (под 25) трансформируются в небольшое число импульсов.

§ 84

18) Это доказывается телефоническим исследованием токов действия мышцы во время тетануса: если усиливать постепенно частое раздражение, то слышится в телефоне сначала *рокот* из очень небольшого числа звуковых толчков; при дальнейшем усилении раздражения этот рокот все нарастает в высоте и переходит, наконец, или в тон раздражения или в *шум,* более или менее сходный с шумом естественного сокращения мышцы.

§§ 82—83

19) Последнее получается в том случае, когда действует раздражение такой частоты, которую мышца ни при какой

силе раздражающих токов не способна воспроизводить соответственным тоном; для лягушечьей мышцы это имеет место, наверно, уже при 250 колебаниях прерывателя в 1 сек.

§ 81

20) Если действовать *максимальными* токами этой последней частоты (250), то мышца уже с самого начала впадает в тетанус с *трансформированным периодом*: сначала обыкновенно слышится очень короткое время тон на октаву ниже, потом известный шум и, наконец, в позднейших стадиях тетанизации, рокот (рокот при максимальных раздражениях; ср. под 18).

§ 82

21) Явления тетануса могут быть резюмированы по их *зависимости от частоты раздражения, при максимальной* силе последнего следующим образом:

A. Низкая частота раздражения

a) всего типичнее около 20 колебаний в 1 сек.;

b) тетанус поднимается очень медленно; он не достигает обыкновенно возможного максимума укорочения и падает затем (вследствие истощения мышцы) очень постепенно;

c) период тетанического возбуждения соответствует по числу колебаний периоду раздражения;

d) optimum силы раздражения совпадает постоянно во время тетанизации с максимумом ее (следовательно, не наблюдается при смене силы раздражения явлений, указанных под 2).

B. Средняя частота раздражения

a) между 60 и 150 колебаниями;

b) тетаническая кривая поднимается быстро (и притом тем быстрей, чем выше берется в указанных границах частота); она достигает при этом возможного максимума укорочения мышцы и потом быстро падает, переходит в более

или менее ясно выраженное вторичное поднятие, после которого иногда замечается еще третичное;

c) период тетанического возбуждения соответствует периоду раздражения только в начале кривой, пока не развилось падение тетануса; с этого момента (как и во время вторичного поднятия) действуют трансформированные периоды в их разных модификациях (под 20);

d) максимум силы раздражения только в начале тетанизации совпадает с optimum; потом последний спускается постепенно все под максимум (развиваются, следовательно, условия для явлений, указанных под 2).

C. Высокая частота раздражения

a) типично от 250 колебаний и выше;

b) тетаническая кривая поднимается очень быстро, но не достигает никогда возможного максимума укорочения мышцы: затем следует первичное расслабление, вторичное поднятие и т. д.;

c) период тетануса трансформирован уже в самом начале и представляет затем дальнейшие модификации трансформирования (под 20);

d) optimum силы раздражения лежит уже вначале ниже максимума (следовательно, сразу даны в известной степени условия для явлений, указанных под 2).

§§ 78, 89

22) Если обратить внимание на то, что более слабые раздражения частоты *B* и *C* действуют на мышцу так же, как сильные раздражения частоты *A* (или переходной между *A* и *B*), то станет ясно, что сейчас предложенная классификация тетанического раздражения дает определенные эмпирические указания для всякого вообще случая непрямой тетанизации; руководствуясь ею, можно всегда сказать приблизительно вперед, какой высоты и какого периода тетанус получится при действии раздражения данных частоты и силы на мышцу с данною степенью утомления.

§§ 87, 89

23) Гальванометрическое исследование отрицательных колебаний мышечного тока при смене раздражения от pessimum к optimum и обратно дает картину явлений, совершенно соответствующую данным миографического исследования; напротив, на нерве в тех же условиях наблюдения не получается ничего аналогичного с явлениями мышечными.

§ 80

24) В явлениях *расхождения между периодом раздражения и периодом возбуждения* мышцы раздражаемый нерв непосредственно не замешан: при телефоническом исследовании его токов действия наблюдаются обыкновенно тоны, соответствующие раздражению, и никогда не получается рокота, столь характерного для слабых раздражений мышцы (под 18).

§ 85

25) Так как кураризованная мышца не дает, при смене силы раздражения, явлений, указанных под 2, то весьма вероятно, что описанное под 18 трансформирование периода частых, но слабых раздражений в небольшое число возбуждений берет происхождение в нервных окончаниях.

§§ 41, 36, 86

26) Так как кураризованная мышца относится к смене частоты раздражения (под 7, 8) так же (или даже еще более выразительно), как и мышца, раздражаемая не прямо, то следует предположить, что способность впадать при сильных и частых раздражениях в состояние pessimum принадлежит по преимуществу самой мышце.

§§ 79, 86

27) Поэтому можно явления, указанные под 2 (при смене силы раздражения от pessimum к optimum), объяснить следующим образом: когда по нерву к мышце идут *сильные* возбуждения в *неизменном большом* числе, то мышца, дошедшая уже до известной стадии утомления, неспособна отвечать на

них сокращением; однако она способна еще ответить на возбуждения *более слабые,* которые достигают до нее трансформированными в нервных окончаниях в небольшое число импульсов.

§ 86

28) Чтобы привести, таким образом, мышцу в состояние pessimum, волны возбуждения должны доходить до нее в некотором большом числе, минимум которого определяется степенью ее подвижности; все, что нарушает частоту и правильность в ходе импульсов (как, напр., неточность в действиях прерывателя), ведет уже в известной степени к нарушению этого состояния.

§§ 7, 92, 96, 100, 102

29) К таким нарушающим моментам может принадлежать, между прочим, также второе *сильное* тетаническое раздражение. Последнее прикладывается к мышце, если раздражение pessimum действует с нерва, или же оно прикладывается к нервному стволу, если раздражение pessimum действует на мышцу (по ее длине). Таким вторым раздражением, нарушающим состояние pessimum, может служить также раздражение, производящее само по себе состояние pessimum.

§§ 103—104

30) Что в опытах этого рода все сводится к тому, насколько двойное раздражение выйдет частым и правильным, это можно видеть еще из следующего: если два тетанических раздражения встречаются не в раздражаемом (нерв — мышца), а в раздражающем индукционном аппарате (напр. при действии на одну и ту же вторичную спираль двух первичных спиралей с разными прерывателями и батареями, поставленных в соответственном расстоянии на противоположных концах вторичной), то явления получаются существенно, в валовом результате, те же, что и в опытах под 29.

§ 105

31) *К общей теории тетануса,* может быть, можно будет прийти, если принять в соображение полярные действия каждой предшествующей волны возбуждения на последующую в тетанизированной мышце. Такие действия должны быть, вероятно, двоякого рода в отношении к изменениям возбудимости вслед за каждым отдельным возбуждением: *a*) сначала понижающие, *b*) потом, напротив, повышающие возбудимость.

§§ 95—101

32) Действия *a* могли бы тогда объяснить известную фазу невозбудимости и, как вероятное следствие ее во время продолжающейся тетанизации, следующие явления: музыкальный мышечный тон более низкий, чем тон раздражения; мышечный шум (между прочим, также и при естественном сокращении); рокот (по крайней мере при максимальных раздражениях, ср. под 20); наконец, состояние pessimum.

§§ 96 (92—94)

33) Допуская действие *b,* можно было бы рассматривать типичный тетанус как составленный в действительности из тесно сближенных отдельных (простых) сокращений, и притом таким образом что α) высота его в каждый данный момент представлялась бы равной высоте составляющих его отдельных сокращений и что β) число вибраций мышцы в тетанусе указывало бы на продолжительность этих отдельных составляющих.

§§ 97 (93—94)

34) В пользу допущения α может служить, с одной стороны, соображение, что одиночное максимальное сокращение ни в каком случае не может служить наивысшей мерой способности мышцы к деятельности под влиянием одного импульса, так как при возникновении его возбуждающее действие катода может умеряться понижающим влиянием из анода; с другой стороны, служит тот факт, что амплитуда

волн возбуждения при тетанусе гораздо больше, чем при одиночно вызванных сокращениях.

§§ 97—98

35) Последний факт доказывается, во-первых, опытами с телефоном, где соответственно последовательному поднятию тетануса наблюдается постепенное усиление мышечного тона (токов действия), и, во-вторых, опытами с физиологическим реоскопом, который, возбуждаясь вторично с мышцы, гораздо легче отвечает сокращениями на тетанус последней, чем на ее одиночные сокращения.

§ 98

36) Некоторые указания на полярные действия волны возбуждения, может быть, способно дать еще следующее явление: если действовать на мышцу (или на нижний участок нерва) очень слабыми тетанизирующими токами и в то же время приложить к верхнему участку нерва один индукционный удар и послать, таким образом, через тетанизируемое место одну волну возбуждения, то миографическая кривая претерпевает своеобразное изменение, и при этом мышечное сокращение достигает такой высоты, которая превосходит далеко сумму слагаемых (очень слабое тетаническое сокращение + одиночное сокращение).

§§ 47—51, 97

37) Optimum частоты раздражения, доводя мышцу до наибольшего возможного укорочения в тетанусе, мог бы с этой точки зрения быть рассматриваем как выражение той частоты, при которой каждая предшествующая волна возбуждения производит самое выгодное действие *b* на волну, ей преемствующую.

§ 98

38) Ход тетанической кривой под влиянием раздражений разной частоты (*b* при *A, B* и *C* под 21) мог бы тогда пред-

ставляться выражением полярных действий *b* и *a* между волнами возбуждения, изменяющихся в известном направлении и последовательности; чтобы объяснить себе грубо колеблющийся ход кривой (под 14) при средней и высокой частоте, было бы, может быть, плодотворно принять еще во внимание суммированные действия декрементных токов.

§§ 98, 100, 111

39) При обсуждении тетануса в отношении β (под 33) важно иметь в виду, что отдельные вздрагивания на высоте тетануса в соответствие периоду раздражения можно наблюдать миографически близко к той границе частоты раздражения, за которою мышца перестает отвечать соответственным числом токов действия. Для суждения о дальнейших очень сложных отношениях (тетанусы с трансформированным периодом) дает некоторые руководящие указания тот факт, что мышечный тон, с одной стороны, при непосредственном выслушивании вибраций мышцы, с другой стороны, при исследовании ее электрических колебаний при посредстве телефона, оказывается во всех известных случаях совпадающим (по высоте).

§§ 88, 89, 99

40) Можно составить некоторые приблизительные предположения, как означенные выше действия раздражения выразятся, в их зависимости от частоты и силы тетанизирующих токов, на других раздражительных животных аппаратах; между прочим, были уже наблюдаемы при раздражении chorda tympani на подчелюстной железе явления, совершенно соответствующие указанным под 2.



СОДЕРЖАНИЕ ПЕРВОЙ ЧАСТИ

Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышцах и нервах

Введение 9
Глава первая. Исследования над мышцами 18
Глава вторая. Исследования над нервами 67
Глава третья. Исследования над нервными центрами 134

О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе

Предисловие 147
Глава первая. Исходные наблюдения optimum и pessimum раздражения при тетанизации мышцы и нерва 153
Глава вторая. Указания относительно методов исследования . 184
Глава третья. Дальнейшее исследование соотношения между optimum и pessimum раздражения 201
Глава четвертая. Зависимость происхождения явлений optima и pessima от свойств мышцы и нерва 217
Глава пятая. Изменения раздражительности мышцы, как последействие тетанизации ее 229
Дополнение: тетанизированное одиночное сокращение 256
Глава шестая. Состояние pessimum в отношении к сохранению сократительных сил и к утомлению мышцы 279
Глава седьмая. Состояние pessimum в отношении к раздражительности мышцы 298
Глава восьмая. Раздражение optimum и pessimum в зависимости от частоты 313
Глава девятая. Исследование электрических явлений мышцы и нерва при optimum и pessimum раздражения 360

Глава десятая. Теоретическое рассмотрение общих вопросов, связанных с optimum и pessimum раздражения 390
Об интервале раздражения вообще и об отношении его к утомлению мышцы, в частности (390).— Тетанус с точки зрения складывания сокращений (409).— К общей теории тетануса (427).— Об основных условиях происхождения состояния pessimum на основании новых доводов (460).— Замечания к этой главе (478).
Заключение 485
Выводы 494

От редакции. Примечания [1] — [7] см. во 2-й части.

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

*

Редактор *В. С. Русинов*

Технический редактор *Р. С. Певзнер.* Корректор *А. Д. Копысова*

*

РИСО АН СССР № 4218. Подписано к печ. 17|X-1950 г. М-33829. Печ. л. 37. Уч.-изд. л. 23.6.
Бумага 70×92/16 Бум. л. 15 13/16. Тираж 4000. Цена в переплете 23 руб. Заказ № 2042

Типография № 2 Управления издательств и полиграфии Исполкома Ленгорсовета
Ленинград, Социалистическая, 14

Н. Е. ВВЕДЕНСКИЙ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ

I



23 руб